# TABLE DES VOLUMES
# ET LISTE DES COLLABORATEURS

*Les volumes publiés sont indiqués par un **

## PHYSIOLOGIE


*1 **Nutrition de la plante Echanges d'eau et de substances minérales**, par M Molliard, Doyen de la Faculté des Sciences de Paris

*2 **Nutrition de la plante Formation des substances ternaires**, par M Molliard

3 **Nutrition de la plante Utilisation des substances ternaires**, par M Molliard

4 **Nutrition de la plante Cycle de l'azote**, par M Molliard

5 **Echanges d'énergie chez les végétaux**, par M Molliard

6 **Action du milieu inorganique sur les végétaux**, par M Molliard

7 **Action du milieu vivant sur les végétaux**, par M Molliard

8 **Physiologie de l'espèce**, par M Molliard

9 **La biologie florale**, par F Pechoutre, docteur ès-sciences, professeur au lycée Louis le Grand

10 **La reproduction et la sexualité**, par F Pechoutre, docteur ès-sciences, professeur au lycée Louis le Grand

11 **La variation et l'hérédité chez les végétaux,** par L. Blaringhem, chargé de cours à la Sorbonne

12 **Éléments de tératologie végétale,** par L. Blaringhem, chargé de cours à la Sorbonne

## PATHOLOGIE VÉGÉTALE

1 **Introduction. Symbiose. Commensalisme. Parasitisme. Maladies physiologiques,** par L. Mangin

2 **Les maladies des céréales**

3. **Les maladies de la vigne**

4 **Maladies des arbres fruitiers, des plantes potagères et horticoles**

5 **Les champignons des arbres des forêts. Mycorhizes. Champignons des bois,** par M. Mangin, inspecteur adjoint des Eaux et Forêts

# ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION

du Dr **TOULOUSE**, Directeur de Laboratoire à l'Ecole des Hautes-Études.

Secrétaire général **H. PIÉRON**

---

## BIBLIOTHÈQUE DE PHYSIOLOGIE & DE PATHOLOGIE VÉGÉTALES

Directeur **L. MANGIN**

Membre de l'Institut

Professeur au Muséum d'Histoire naturelle

---

# NUTRITION DE LA PLANTE

## II

# NUTRITION DE LA PLANTE

## FORMATION

DES

## SUBSTANCES TERNAIRES

PAR

arin **OLLIARD**

DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ
DE PARIS

**Avec 88 figures dans le texte**

PARIS
LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN, ÉDITEUR
8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1921

Tous droits réservés

2361

# NUTRITION DE LA PLANTE

## FOR ATION DES SUBSTANCES TER AIRES

### INTRODUCTION

Le corps des vegetaux est constitue par un ensemble complexe de substances dont les reactions reciproques constituent la vie, des operations elementaires permettent de les grouper en differentes categories relativement simples, mais un peu artificielles Par une dessiccation menagee, operée a des températures croissant jusqu'à 100°-105°, on constate qu'un végétal perd en moyenne 70 % de son poids initial, dans une première approximation, ordinairement tres suffisante, on peut considerer que c'est uniquement de l'eau qui a ete perdue de cette façon

La matiere seche restante, brûlee en presence de l'air, donne naissance à un degagement de gaz, gaz carbonique, azote, vapeur d'eau, correspondant à l'oxydation de la matiere organique et on obtient un residu, les *cendres*, constitue par un ensemble de sels minéraux, l'analyse de ces cendres montre

qu'elles comprennent d'une manière constante du soufre, du phosphore, du potassium, du magnésium, du fer, souvent du silicium, du chlore, du calcium, du manganèse, du sodium, de l'aluminium, et accidentellement un très grand nombre d'éléments les plus variés, ces corps simples existaient dans la plante vivante à l'état de sels ou s'y trouvaient engagés dans des combinaisons organiques Les cendres représentent environ 5 % du poids de la matière sèche Nous avons étudié les échanges d'eau et de substances minérales qui se produisent chez les végétaux dans un précédent volume de cette collection

Reste à considérer la matière organique, c'est à dire l'ensemble des différentes substances carbonées existant dans la plante, si on en fait une analyse élémentaire, on constate que la composition centésimale moyenne de la matière sèche, déduction faite des cendres, peut être représentée de la manière suivante

| | |
|---|---|
| Carbone | 50 |
| Oxygène | 40 |
| Hydrogène | 6 |
| Azote | 4 |

La matière organique contient donc environ la moitié de son poids de carbone et ce corps apparaît comme ayant une importance quantitative considérable On peut, d'autre part, grâce à divers procédés constituant l'analyse immédiate, séparer les différentes substances chimiquement définies qui prennent part à la constitution de la matière orga-

nique et on constate ainsi qu'il en existe deux catégories, celles qui sont uniquement formées de carbone, d'oxygène et d'hydrogène (l'oxygène peut même faire défaut), ce sont les substances *ternaires*, et celles qui contiennent en outre de l'azote, ce sont les substances *azotées*

Bien que ces deux catégories de substances présentent de nombreux points de contact au point de vue de leur rôle physiologique, il est commode pour l'exposition de les considérer successivement, cela revient à étudier avec les premières l'origine et le cycle du carbone, avec les secondes l'origine et le cycle de l'azote chez les végétaux

Dans ce volume il ne sera question que des substances ternaires végétales, nous les considérerons en premier lieu telles qu'elles existent chez les plantes et nous exposerons ensuite ce qu'on sait actuellement de leur formation Nous étudierons ainsi tout d'abord les substances sucrées et montrerons comment elles dérivent chez les plantes vertes d'une fonction fondamentale, la fonction chlorophyllienne, comment et à quel état elles s'accumulent ensuite dans les organes, nous en ferons de même pour les glucosides, les graisses, les essences, etc

Dans une dernière partie, après avoir envisagé les plantes vertes et leur nutrition carbonée aux dépens du gaz carbonique de l'air et grâce à l'intervention de l'énergie solaire, nous verrons comment les végétaux dépourvus de chlorophylle puisent leur carbone dans des substances fabriquées par la première catégorie de plantes, revenant enfin

aux plantes vertes nous nous demanderons dans quelle mesure elles peuvent, elles aussi, utiliser le carbone organique

Dans tous les cas, nous nous occuperons uniquement de la constitution et de la formation des substances ternaires, de leur anabolisme, réservant pour un prochain volume la question de leur utilisation ultérieure par la plante, c'est à dire de leur métabolisme

# CHAPITRE PREMIER

## LES SUCRES ; CONSTITUTION ET LOCALISATION

### *Définition et caractères généraux*

Les substances sucrees jouent chez les végétaux un rôle considérable et relativement bien connu, elles correspondent à celles qu'on a appelées longtemps des hydrocarbones ou *hydrates de carbone ;* on exprimait ainsi que leur composition centesimale correspondait à des teneurs en hydrogène et oxygène telles que leur rapport est le même que pour l'eau la formule de ces corps est donc $C^m(H^2O)^n$, $m$ etant le plus souvent un multiple de 6

Toutes les substances en question présentent en commun une saveur caracteristique à laquelle elles ont donné leur nom ; elles se décomposent facilement par la chaleur et donnent naissance à des matieres brunes désignees sous le nom de *caramels ;* leurs solutions ont une tendance à la sursaturation et constituent de ce fait des sirops, beaucoup ont la propriete de fermenter, c'est à dire de se décomposer en gaz carbonique et alcool, sous l'influence de la levure de bière, elles jouissent

enfin d'une activité optique spéciale, si une lumière polarisée (dont les vibrations s'effectuent dans un plan unique, dit plan de polarisation) traverse une solution de sucre, elle reste polarisée, mais le plan de polarisation est dévié d'un certain angle $\alpha$, dont la valeur est proportionnelle à la concentration $\frac{n}{100}$ de la solution, à l'épaisseur $l$ de la couche liquide et enfin a une constante caractéristique de la substance considérée et désignée sous le nom de pouvoir rotatoire $[\alpha]$, c'est l'angle dont est dévié le plan de polarisation lorsque la lumière monochromatique considérée traverse une épaisseur de 1 centimètre d'une solution telle que 1 centimètre cube contienne 1 gramme du sucre envisagé, on a donc

$$\alpha = \frac{nl}{100}[\alpha]$$

$l$ étant exprimé en décimètres, on conçoit que $[\alpha]$ étant connu une fois pour toutes on puisse déterminer $n$ au moyen de la mesure de $\alpha$, tel est le principe de la méthode polarimétrique d'évaluation de la concentration d'une solution d'un sucre donné

Les différents sucres, et ils sont très nombreux, se rattachent d'après leurs propriétés spéciales, à un certain nombre de types tels que le glucose ou sucre d'amidon, le levulose ou sucre de fruits, le saccharose ou sucre de betterave ou de canne.

Mais la composition chimique qui correspond au terme d'hydrate de carbone ne s'applique pas

qu'aux sucres, les acides gras tels que l'acide acetique $C^2H^4O^2 = C^2(H^2O)^2$ ou l acide lactique $C^3H^6O^3 = C^3(H^2O)^3$ sont aussi des hydrates de carbone et ils n'ont aucune des proprietés des sucres il en est de même des triphénols

$$C^6H^3(OH)^3 = C^6(H^2O)^3,$$

le terme en question s'applique à la composition centésimale des substances sans tenir compte des fonctions chimiques qui interviennent

Inversement, certaines substances que leurs propriétes forcent à considerer comme des sucres ne sont pas des hydrates de carbone, c'est ainsi que le rhamnose $C^6H^{12}O^5$ et la mannite $C^6H^{14}O^6$ ont plus d'hydrogene que n'en implique la designation d'hydrate de carbone

Enfin, si les sucres les plus importants en physiologie végétale contiennent un multiple de 6 atomes de carbone, la chose n'est nullement applicable à l'ensemble des sucres qui se trouvent actuellement definis par leurs fonctions chimiques

Toutes les substances que nous désignerons sous le nom de sucres possèdent plusieurs fonctions alcools primaire ($-CH^2OH$) et secondaire ($-CHOH-$) Si le corps ne comprend que de telles fonctions, il appartient à un premier groupe de sucres, les *alcools polyatomiques ;* pour un autre groupe de substances intervient en outre l'une des deux fonctions aldehyde ($-COH$) ou acétone ($-CO-$), il s'agit alors d'aldoses ou de-cétoses dont l'ensemble constitue les sucres reducteurs ou *monosaccharides ;* enfin un troisième groupe com-

prend les *polysaccharides* ou sucres hydrolysables, resultant de la condensation des précedents et présentant la fonction éther oxyde R — O — R', R et R' désignant des restes de monosaccharides

## A — ALCOOLS POLYATOMIQUES

Leur formule est

$$CH^2OH — (CHOH)^{n-2} — CH^2OH = C^nH^{2n+2}O^n$$

on voit donc que ce ne sont pas des hydrates de carbone Il s'agit de substances qui n'ont pas d'action reductrice sur le tartrate double de cuivre et de potassium en solution alcaline, non plus que sur l'acétate de phénylhydrazine, leur action sur la lumière polarisée est toujours faible, enfin ils ne sont pas fermentescibles

Les premiers termes de cette serie, le **glycol** $CH^2OH — CH^2OH$ et la **glycerine**

$$CH^2OH — CHOH — CH^2OH = C^3H^8O^3$$

n'ont pas été décelés par l'analyse immédiate des végétaux, mais nous verrons quelle importance a le second de ces corps dans la formation des matières grasses, qui ne sont autre chose que des éthers de la glycerine

Lorsque le nombre des atomes de carbone entrant dans la molécule devient égal à 4, 5, 6, 7 . on dit qu'il s'agit de tétrites, de pentites, d'hexites, d'heptites..

Parmi les tetrites il n'y a guere à signaler que l'**érythrite**, qui existe à l'etat libre dans les cellules du *Protococcus vulgaris* et qui, à l'etat d'éther dior-

sellique, forme l'erythrine qu'on rencontre dans les lichens a orseille, tels que le *Roccella fuciformis*

Plusieurs pentites ont ete obtenues artificiellement dans les laboratoires, mais la seule dont on ait jusqu'ici reconnu l'existence chez les végétaux est l'**adonite** (feuilles de l'*Adonis vernalis*)

### Hexites

Avec les hexites on arrive au groupe des alcools polyatomiques qui est le mieux represente chez les végétaux, parmi les nombreux isomeres steréochimiques constituant cette categorie de substances, trois ont une certaine importance en physiologie végétale, la sorbite, la dulcite et la mannite

Obtenue artificiellement par reduction du glucose et du levulose, la **sorbite** existe dans les baies du sorbier, dans les poires (0,8 %), on la retrouve dans le cidre, d'une maniere generale elle se rencontre dans les fruits des Pomacées et des Prunées

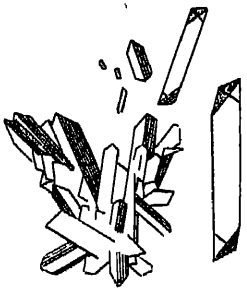


Fig 1 — Cristaux de dulcite

La **dulcite** a été signalee dans differentes especes de Mélampyres, dans les *Evonymus* et plusieurs *Celastrus*, il est aisé de la faire apparaître, par exemple dans des coupes de *Melampyrum memorosum*, en introduisant celles-ci dans de l'alcool et laissant évaporer ensuite lentement entre lame et lamelle, la dulcite, normalement dissoute dans le

suc cellulaire, forme des cristaux prismatiques monocliniques (fig 1), assez gros, incolores et brillants, ressemblant à ceux du salpêtre ou à ceux de l'asparagine, mais ils s'en distinguent en ce qu'ils sont insolubles dans une solution saturée de dulcite et à ce qu'ils se boursouffient à 190° en une masse d'un brun sombre, solubles dans l'eau, ils sont insolubles dans l'ether

Les Pucerons qui vivent sur les pousses feuillees des Fusains rejettent un liquide qui, en se dessechant forme une masse blanche à la surface des feuilles, cette miellée animale contient une assez grande proportion de dulcite

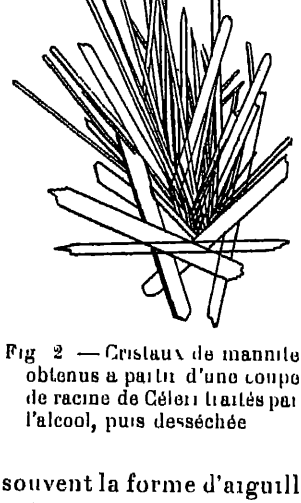


Fig 2 — Cristaux de mannite obtenus a partir d'une coupe de racine de Céleri traités par l'alcool, puis desséchée

**La mannite** est beaucoup plus fréquente que les substances precédentes, on peut la reconnaître dans un tissu végétal de la même maniere que la dulcite, des coupes de tubercules de Celeri, traitees par l'alcool, puis abandonnees à une évaporation lente, donnent naissance, sur les bords de la lamelle, a des cristaux orthorhombiques ayant le plus souvent la forme d'aiguilles groupées d'une manière radiaire (fig 2), ils ont la propriéte de se sublimer,

comme la dulcite, la mannite est insoluble dans la glycerine et dans l'ether

Elle s'observe surtout chez les Oléacees (bourgeons et feuilles de *Syringa vulgaris*, feuilles de *Fraxinus excelsior*, Olive) et les Ombellifères (Céleri, racine d'*Æthusa Cynapium*, d'*Œnanthe crocata*, de Carotte), mais on l'a rencontrée egalement dans la racine d'Aconit, dans le rhizôme du *Triticum repens*, dans le fruit de l'Ananas, dans le jus de la Canne à sucre, dans le rhizôme de *Polypodium vulgare* etc

L'efflorescence blanche qui apparaît sur le thalle du *Laminaria saccharina* abandonné à l'air est souvent formé uniquement par des cristaux de mannite, celle-ci se retrouve d'ailleurs chez beaucoup d'Algues brunes Mais c'est surtout chez les Champignons qu'il est répandu, il constitue souvent la plus grande partie de l'ensemble des matériaux ternaires. Son existence a été reconnue chez beaucoup de Basidiomycètes où il forme jusqu'à 20 % de la substance seche, c'est surtout l'hyménium qui en est abondamment pourvu

Bourquelot a montré que c'est surtout dans les chapeaux ayant atteint tout leur développement que la mannite est abondante, dans de jeunes chapeaux de différentes espèces de Lactaire, Bolet et Amanite, tués rapidement par l'eau bouillante ou le chloroforme, on n'observe pas de mannite, mais seulement du trehalose, sucre sur lequel nous reviendrons, la mannite n'apparaît et ne remplace le trehalose que lorsque les chapeaux sont âges ou que, prélevés à l'etat jeune, on les soumet à une dessiccation trop lente Dans d'autres espèces

d'ailleurs (*Russula Queletii*, *R. adusta*, *Cantharellus tubiformis*) la mannite existe déjà en abondance, et a l'exclusion du tréhalose, dans les jeunes chapeaux.

La mannite existe aussi dans beaucoup d'espèces de *Penicillium* et d'*Aspergillus*, chez lesquels on retrouve la même filiation avec le tréhalose que nous venons de signaler à l'occasion des Basidiomycètes.

Signalons rapidement l'existence d'heptites chez les végétaux. La **perséite** a été isolée des feuilles, du péricarpe et des graines jeunes de l'Avocatier (*Persea gratissima*), la **volémite**, découverte par Bourquelot dans le *Lactarius Volema*, se rencontre aussi dans le rhizôme de plusieurs espèces de *Primula*.

A côté des alcools polyatomiques précédents, à chaîne ouverte, on connaît, sans qu'il soit nécessaire d'y insister, des alcools polyatomiques cycliques existant à l'état naturel chez les végétaux, c'est le cas de la **quercite**, contenue dans les glands ainsi que dans les jeunes pousses du Chêne, sa formule est $C^6H^7(OH)^5$. A cette catégorie appartiennent également les **inosites** $C^6H^6(OH)^6$ telle que la **pinite**, qui se trouve dans l'exsudation du *Pinus Lambertiana* et celles qu'on a signalées chez le Haricot, la Pomme de terre, l'Asperge, le Frêne, le Noyer, la Vigne.

## B — MONOSACCHARIDES

La catégorie des monosaccharides, monoses ou sucres réducteurs, correspond à des substances beaucoup plus répandues chez les végétaux que les

alcools polyatomiques, comme eux ils sont dissous dans le suc cellulaire, solubles dans l'eau ils le sont peu dans l'alcool et pas du tout dans l'ether, ils ont reçu la denomination de sucres réducteurs du fait de l'existence dans leur molécule de la fonction aldéhyde (aldoses) ou de la fonction cétone (cetoses) venant remplacer une des fonctions alcool C'est ainsi que les sels de cuivre sont réduits par les monosaccharides, on emploie particulièrement pour réaliser cette réduction la liqueur de FEHLING ou liqueur cupropotassique, constituée par une solution potassique de tartrate double de cuivre et de potassium, cette solution, portée à l'ebullition en presence d'un monosaccharide, donne naissance à un precipité rouge d'oxyde cuivreux On peut se servir de cette reaction microchimiquement pour deceler dans un tissu l'existence de sucres réducteurs, mais elle ne permet pas d'etablir la localisation par suite de la diffusion facile des sucres, on l'emploie surtout pour le dosage des solutions de sucres

Les sels de bismuth sont egalement réduits par les monosaccharides, c'est ainsi qu'une solution de monose quelconque, chauffée en presence de sous-nitrate de bismuth et de soude, donne naissance à une coloration brune, pouvant aller jusqu'au noir, et due à la formation de bismuth metallique.

De même les sels d'or et ceux d'argent sont réduits par les monosaccharides en solution alcaline, c'est une maniere d'obtenir sur une paroi de verre le dépôt d'argent métallique et par suite la formation d'un miroir

La façon dont se comportent les sucres de cette categorie vis a vis de la phenylhydrazine est importante a considerer parce qu'elle permet de caracteriser et d'isoler les différents sucres réducteurs En présence d'une solution d'acetate de phenylhydrazine acidifiée par l'acide acetique les monosaccharides réagissent à froid en donnant naissance à une monophénylhydrazone qui provient de la combinaison d'une molecule de phenylhydrazine et d'une molecule de monosaccharide, avec élimination d'eau, suivant la formule

$$\underbrace{AzH^2\ AzHC^6H^5}_{\text{Phénylhydrazine}} + \underbrace{CH^2OH-(CHOH)^4-COH}_{\text{Aldose}} =$$

$$\underbrace{[CH^2OH-(CHOH)^4-CH]=Az-AzHC^6H^5}_{\text{Monophénylhydrazone}} + H^2O$$

Ces differentes hydrazones n'ont pas un grand intérêt pour le physiologiste, elles sont généralement solubles a la température où elles se forment, il n'y a guère que l'hydrazone du mannose qui fasse exception à cette regle et qui serve par cela même à caracteriser le sucre correspondant

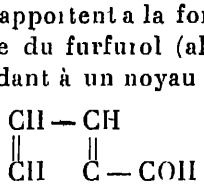
Mais, si on opère en présence d'un excès de phénylhydrazine et à 100° au bain marie, la molécule du monosaccharide se soude a deux restes de phénylhydrazine pour donner naissance à une diphénylhydrazone ou osazone, la réaction peut s'écrire

$$2\,(AzH^2\ AzHC^6H^5) + CH^2OH-(CHOH)^3-CHOH-COH =$$
$$CH^2OH-(CHOH)^3-\underset{\underset{Az\ AzHC^6H^5}{\|}}{C}-CH=[Az\ AzHC^6H^5]+{}^2H^2O+H^2$$

l'hydrogene reagissant sur la phenylhydrazine pour donner de l'aniline $AzH^2\ C^6H^5$ et de l'ammoniaque

Ces osazones donnent, les unes à chaud, les autres à froid, un precipite jaune cristallin, leurs conditions de solubilite, leurs formes cristallines, leurs points de fusion servent à les differencier et par suite à caractériser le monosaccharide qui leur a donne naissance. Traitees par l'acide chlorhydrique elles donnent du chlorhydrate de phénylhydrazine et une osone qui ne diffère du sucre generateur de l'osazone que par le remplacement d'une fonction alcool primaire par une fonction aldéhyde, si on traite enfin l'osone par l'hydrogène naissant, resultant de l'action du zinc pulvérulent sur l'acide acetique, le sucre se trouve régéneré.

Signalons enfin l'existence de réactions colorées qui peuvent servir a mettre en évidence l'existence, dans un tissu déterminé, de monosaccharides ou de substances capables d'en produire en présence des acides, elles se rapportent a la formation de substances du groupe du furfurol (aldéhyde pyromucique) correspondant à un noyau cyclique



Une solution de sucre réducteur, à laquelle on ajoute quelques gouttes d'une solution alcoolique d'α-naphtol et 1-2 volumes d'acide sulfurique concentre, donne naissance à froid à une coloration violette, disparaissant d'ailleurs assez rapidement

pour devenir d'un brun sale, si on etend d'eau et qu'on ajoute de la potasse on obtient une belle coloration jaune d'or

Si on remplace l'α-naphtol par du thymol la coloration est rouge carmin, en presence de phloroglucine et d'acide chlorhydrique à chaud on obtient avec les monosaccharides une coloration rouge

Tous les monoses devient le plan de la lumière polarisée, tantôt vers la droite (dextrogyres), tantôt vers la gauche (lévogyres), le pouvoir rotatoire d'un sucre permet de le caractériser et d'en effectuer le dosage

Tous les monoses sont capables de fermenter sous l'action de la levure de biere et la quantité de gaz carbonique degagé ou d'alcool produit peut également servir à une évaluation approchee de la teneur en sucres reducteurs d'une solution ou d'un organe vegetal

Suivant le nombre d'atomes de carbone contenus dans la molecule des monosaccharides on distingue les trioses, les tétroses, les pentoses et les hexoses

Les trioses comprennent l'**aldéhyde glycérique** $CH^2OH - CHOH - COH$ et la **dioxyacétone**

$$CH^2OH - CO - CH^2OH,$$

on ne les connait pas à l'état libre à l'intérieur des vegétaux, on n'a pas non plus signale de tétroses comme produits immédiats des plantes, mais l'**apiose** a pu être isolé d'un glucoside du Céleri.

### a Pentoses $C^5H^{10}O^5$

Il n'existe pas davantage de pentoses à l'état libre, mais ces sucres sont intéressants à considérer parce qu'ils contribuent à former des substances très répandues chez les végétaux et que nous considérerons plus loin. Les deux pentoses les plus connus sont des aldoses, l'**arabinose** et le **xylose**.

La coloration rouge que donne la phloroglucine en solution chlorhydrique en présence des sucres réducteurs est particulièrement intense avec les pentoses, avec l'orcine dissoute dans l'acide chlorhydrique les pentoses donnent à l'ébullition une coloration bleu violacé alors que les hexoses déterminent une coloration rouge, si au réactif précédent on ajoute un peu de perchlorure de fer il se produit une coloration verte. On obtient ces réactions avec les substances, gomme arabique, gomme de bois, dans la constitution desquelles entre un pentose et qui se trouvent être dédoublées par l'acide chlorhydrique à chaud.

Le **rhamnose** est une substance sucrée qui se trouve engagée dans des combinaisons que nous apprendrons à connaître sous le nom de glucosides, c'est ainsi que le quercitrin du bois du quercitron, la franguline, l'hespéridine donnent par décomposition du rhamnose dont la formule centésimale est $C^6H^{12}O^5$, il s'agit d'un méthylpentose $CH^3(CHOH)^4COH$. On a signalé le rhamnose à l'état libre dans les tubercules de *Convolvulus*

*Scammonia*, qui contiennent d'ailleurs des glucosides à base de rhamnose

De même le **digitalose** obtenu à partir de la digitaline serait un diméthylpentose

$$(CH^3)^2\,(COH)\,(CHOH)^3COH = C^7H^{14}O^5$$

### b **Hexoses** $C^6H^{12}O^6$

Les hexoses sont les monosaccharides de beaucoup les plus importants, on peut dire qu'il n'est guère de cellule végétale qui n'en contienne Ceux qui intéressent le plus les physiologistes sont les suivants ·

Le **glucose**, aldose de la sorbite, encore connu sous le nom de sucre de raisin, de sucre de fecule ou encore de sucre de chiffons, est très fréquent et très abondant dans les fruits, le raisin en contient de 10 à 30 °/₀, les prunes 3 °/₀, il existe dans le nectar secreté par les fleurs et on le rencontre chez les Champignons

Soluble dans l'eau (80 °/₀ à 15°), il est egalement soluble dans l'alcool absolu (2 °/₀ à 15°, 30 °/₀ à l'ebullition), il n'est pas alteré en solution aqueuse à l'ébullition en présence d'acide chlorhydrique à 1 °/₀

Son osazone est insoluble dans l'eau à chaud et se présente sous la forme de longues aiguilles groupees en épis, fondant à 230°, elle est soluble dans l'alcool. Le glucose est dextrogyre et de ce fait on l'appelle quelquefois dextrose, son pouvoir rotatoire, peu variable avec la temperature est, pour la flamme du sodium, $[\alpha]_D = +52°\,6$

Le **lévulose**, cetose de la mannite, encore appelé fructose ou sucre de fruits, accompagne très fréquemment le glucose, il existe particulièrement en abondance dans les fruits acides, tels que la Tomate, les Pommes, ses propriétés de solubilité sont de même ordre que celles du glucose

L'osazone a laquelle le levulose donne naissance est identique à la glucosazone, on peut distinguer le levulose du glucose par la methylphénylhydrazone qui donne avec le levulose une methylphénylosazone alors qu'il ne s'en produit pas avec le glucose Le lévulose est d'autre part beaucoup plus sensible à l'action de l'acide chlorhydrique, on peut considérer qu'apres 3 heures d'ebullition, en presence d'acide chlorhydrique étendu, un mélange de glucose et de levulose ne contient plus que le premier sucre et on a propose cette methode pour évaluer la proportion des deux sucres

Si on représente par 100 le pouvoir réducteur du glucose vis à vis de la liqueur cupropotassique, celui du levulose est un peu inferieur et egal à 96

Le nom de levulose provient de la propriété levogyre de ce sucre, son pouvoir rotatoire pour la flamme du sodium est $[\alpha]_D = -90°$ à 15°, il est d'ailleurs assez variable avec la température et la formule $[\alpha]_D = -101° + 0{,}56\,t$ exprime cette dependance De plus le levulose présente le phenomène de *birotation*, qui consiste en ce que le pouvoir rotatoire qui vient d'être indiqué n'est applicable qu'à des solutions faites au moins depuis 24 heures, immédiatement après avoir été effectuee la solution presente un pouvoir rotatoire de — 104° a 15° et

celui-ci diminue progressivement pour devenir constant lorsqu'il atteint la valeur de — 90°

Le **galactose**, aldose de la dulcite, provient de la transformation de différentes substances que nous apprendrons à connaître sous le nom de gommes, mucilages , on l'a quelquefois signalé à l'état libre, par exemple dans les feuilles de Lierre et les graines de Lupin, il est dextrogyre, avec pouvoir rotatoire définitif $[\alpha]_D = +83°$, alors qu'une solution fraîche a un pouvoir rotatoire de + 117°

Son pouvoir réducteur est de 93, son *osazone* fond à 210° ; on le caractérise le plus souvent par la propriété qu'il a de donner naissance, par oxydation sous l'action de l'acide nitrique à chaud, à de l'acide mucique très peu soluble dans l'eau

Le **mannose** n'a guère d'importance que par les combinaisons dans lesquelles nous le verrons entrer Son hydrazone, nous l'avons vu, est insoluble dans l'eau froide Il est dextrogyre

Le **sorbose**, qui existe dans le jus des fruits du Sorbier, du Cerisier et du Pommier, est le résultat d'une fermentation bactérienne du sucre naturel, la sorbite, dont il est une cétose, il existe aussi d'ailleurs dans les fruits du sorbier au moment où ceux-ci commencent à se colorer en jaune

La bactérie du sorbose, agissant sur la perséite, heptite du *Persea gratissima*, amène de la même manière la transformation de cet alcool polyatomique en un heptose, le **perséolose**.

## C — POLYSACCHARIDES

Nous avons dit que cette troisième catégorie de sucres présente la fonction éther-oxyde, ils résultent de la combinaison de plusieurs molécules de monosaccharides s'unissant deux à deux avec élimination d'une molécule d'eau Les plus simples résultent de la combinaison de 2 molécules de monoses suivant la formule ci-dessous, supposant qu'il s'agisse de deux hexoses,

$$2\,C^6H^{12}O^6 = \underbrace{[C^6(H^2O)^5]^2\ H^2O}_{C^{12}H^{22}O^{11}} + H^2O$$

il s'agit alors de disaccharides, ceux-ci peuvent à leur tour se combiner à une nouvelle molécule d'un monosaccharide, avec élimination d'une molécule d'eau

$$[C^6(H^2O)^5]^2\ H^2O + C^6H^{12}O^6 = \underbrace{[C^6(H^2O)^5]^3\ H^2O}_{C^{18}H^{32}O^{16}} + H^2O$$

On a ainsi des trisaccharides, de la même manière se constituent des tétrasaccharides $[C^6(H^2O)^5]^4\ H^2O$ et plus généralement des polysaccharides complexes résultant de la condensation de $n$ molécules de monosaccharides et répondant à la formule

$$[C^6(H^2O)^5]^n\ H^2O$$

Inversement, lorsqu'on chauffe une solution de polysaccharide à 100°, en présence d'un acide minéral énergique, mais étendu (par exemple 1 % d'acide chlorhydrique ou sulfurique), le sucre en question se simplifie en fixant de l'eau et redonne

naissance aux monosaccharides qui entrent dans sa constitution

C'est ainsi qu'un disaccharide fixe une molécule d'eau et donne deux molécules de monoses, semblables ou différentes

$$[C^6(H^2O)^5]^2\ H^2O + H^2O = C^6(H^2O)^6 + C^6(H^2O)^6$$

Cette transformation a reçu le nom d'*hydrolyse* et de ce fait on appelle quelquefois les polysaccharides des sucres hydrolysables

Les polysaccharides réduisent ou non la liqueur cupropotassique, suivant que dans leur molécule subsiste ou non la fonction aldéhyde (la fonction cétone n'y existe jamais).

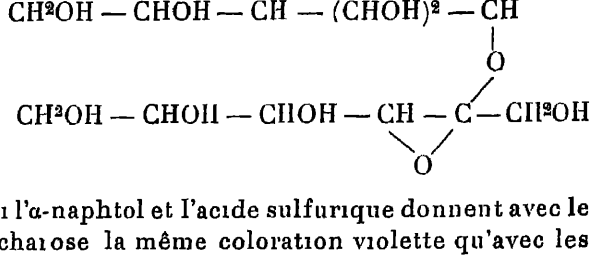
Ils ne sont pas directement fermentescibles ; la levure de bière produit bien une fermentation à partir de certains d'entre eux, mais ce n'est qu'après avoir effectué leur transformation préalable en monosaccharides

### 1 Disaccharides

L'un des plus répandus dans le monde végétal est le saccharose, c'est le sucre de canne ou de betterave, qui existe dans un grand nombre de feuilles, dans la sève des tiges ligneuses (Bouleau, Érable), dans plusieurs graines (Pois, Arachide, Noix, Sarrasin) et dans la plupart des fruits qui ne sont pas très acides (Fraises, Abricots, Oranges, Pommes mûres)

Il n'est pas réducteur, il n'existe donc pas de fonction aldéhyde dans sa molécule et, si la formule

de constitution n'est pas définitivement établie, elle est analogue à celle qui suit



Si l'α-naphtol et l'acide sulfurique donnent avec le saccharose la même coloration violette qu'avec les sucs réducteurs, cela tient à ce que l'acide hydrolyse préalablement le saccharose

Le saccharose est dextrogyre, son pouvoir rotatoire est $[\alpha]_D = +66°5$ Les solutions de saccharose, traitées par une température de 120° ou par les acides etendus (acide chlorhydrique à 0,5 °/₀ pendant 15 minutes) a 100°, s'hydrolysent en donnant naissance à des poids égaux de glucose et de lévulose, 95 grammes de saccharose donnent 100 grammes de ce mélange qui présente un pouvoir rotatoire égal à la demi-somme des pouvoirs rotatoires du glucose (+ 52°,6) et du lévulose (— 90°), soit environ $[\alpha]_D = -19°$ à la temperature de 20°

La solution qui était dextrogyre est donc devenue lévogyre apres l'hydrolyse, d'où le nom de *sucre interverti* qu'on donne au resultat de cette opération, qui elle-même est frequemment designee sous le nom d'inversion

Le sucre interverti peut être dosé par son pouvoir réducteur et on peut donc se servir de la liqueur

cupropotassique pour doser indirectement le saccharose

C'est cette hydrolyse que produit la levûre de bière avant d'effectuer la fermentation alcoolique, mais nous verrons que l'agent qui intervient est alors très différent d'un acide

Traité par la phénylhydrazine le saccharose donne l'osazone du glucose ; ici encore il y a dedoublement préalable.

Le maltose est également tres fréquent chez les plantes, on le trouve en particulier très souvent dans les feuilles Il est soluble dans l'eau et dans l'alcool absolu ; il est réducteur et son pouvoir réducteur est de 66, c'est à dire les 2/3 de celui du glucose

Son osazone est insoluble dans l'eau froide, mais soluble dans l'eau chaude et dans l'alcool méthylique, alors que la glucosazone est insoluble dans ces diverses conditions, fondant à 206° elle cristallise en lamelles.

Les acides mineraux étendus déterminent l'hydrolyse du maltose qui est d'ailleurs moins facile que celle du saccharose (elle nécessite un temps plus long, une concentration plus grande de l'acide ou encore une température plus elevee), le produit resultant est uniquement constitué par du glucose, 342 grammes de maltose donnent ainsi 360 grammes de glucose, le pouvoir réducteur passe aussi par l'hydrolyse de 66 à 105,26, c'est à dire, d'une maniere approchée, de 2 à 3

Le maltose est dextrogyre, les solutions recentes présentent un pouvoir rotatoire de + 120°, puis

celui-ci augmente et devient constant lorsqu'il atteint la valeur de + 144° Par hydrolyse la rotation passe de + 144° à + 53°8, c'est à dire sensiblement de 3 à 1 Le maltose est indirectement fermentescible

Le **lactose** est très rare dans les végetaux à l'état libre, on l'a signalé par exemple dans le suc du Sapotillier (*Achras Sapota*), il est réducteur et son pouvoir reducteur est de 70 Son osazone, fondant à 200°, est insoluble a froid, mais soluble à chaud dans l'eau Son pouvoir rotatoire est $[\alpha]_D = + 55°2$ (+ 83° pour les solutions récentes).

Par hydrolyse il donne naissance à des poids égaux de glucose et de galactose.

Il n'est fermentescible ni directement ni indirectement

Signalons comme dernier disaccharide le **tréhalose**, découvert dans des nids d'insectes de Perse, désignés sous le nom de coques de Tréhala, ces matériaux en contiennent 25 %, le tréhalose existe aussi chez les Champignons (Mucorinées, Myxomycètes, Basidiomycètes, Ergot de seigle) et joue dans ce groupe végetal un rôle très important, nous avons déja indiqué sa presence à côté de la mannite, cet alcool polyatomique paraissant provenir du disaccharide en question Les chapeaux d'*Amanita muscaria* contiennent jusqu'à 10 de tréhalose pour 100 de leur poids de matière sèche

Le tréhalose est réducteur et donne, comme le maltose, par inversion deux molécules de glucose

Tous les disaccharides que nous venons de considérer et qui sont de beaucoup les plus importants

2361
-631.31 1. N2

donnent à l'hydrolyse deux molecules d'hexoses, il en existe aussi dans la constitution desquels entrent des pentoses, c'est ainsi que le **vicianose** donne par dédoublement du glucose et de l'arabinose, de même le **primevérose** est un sucre existant dans les Primevères et qu'on doit considérer comme formé à partir de glucose et de xylose. Au cours de l'hydrolyse de la gomme arabique on a obtenu des dipentoses, mais qu'on n'a pas jusqu'ici rencontrés à l'état libre chez les végétaux.

### 2 Trisaccharides

Les trisaccharides $[C^6(H^2O)^5]^3.H^2O$ sont moins importants que les disaccharides pour le physiologiste, mais ils ont l'intérêt de former une transition vers les polysaccharides complexes.

Le **raffinose** a été trouvé dans la manne d'*Eucalyptus* australiens, dans l'embryon du Blé, dans le jus de la Betterave Si on traite sa solution à chaud par un acide peu énergique, tel que l'acide acétique, on opère une première hydrolyse aboutissant à la formation de levulose et d'un disaccharide, le *mélibiose*, l'hydrolyse a l'acide chlorydrique dedouble à son tour ce dernier et le transforme en glucose et galactose, finalement le raffinose aboutit à la formation de poids égaux de lévulose, de glucose et de galactose, trois monosaccharides différents entrent donc dans sa constitution

Un second trisaccharide, le **mélézitose**, représente 40 % de la miellée du Tilleul et existe dans la Manne de Briançon, secretée par le Mélèze, ainsi que dans la Manne du Turkestan, provenant de

l'*Alhagi Maurorum*, Papilionacée des steppes Une hydrolyse faible aboutit à la formation de glucose et de *turanose*, ce disaccharide se dedouble a son tour en deux molecules de glucose, si bien que l'hydrolyse complete ne produit qu'un seul monosaccharide

Citons encore le **gentianose** qui donne à l'hydrolyse faible du levulose et du *gentiobiose*, lequel est dédouble en deux molecules de glucose

Certains trisaccharides sont constitués, au moins en partie, par du rhamnose, c'est à dire par un méthylpentose, c'est ainsi que le **rhamninose** donne sous l'action des acides à chaud une molécule de galactose et deux molécules de rhamnose, il en résulte que la formule du rhamninose est $C^{18}H^{32}O^{14}$ alors que les trisaccharides a base unique d'hexoses ont la formule $C^{18}H^{32}O^{16}$

### 3 Tétrasaccharides

Le plus important de ces sucres est le **stachyose** existant dans les tubercules du Crosne du Japon (*Stachys tuberifera*), on le retrouve chez beaucoup de Labiees et chez le Jasmin Une hydrolyse faible donne du lévulose et un trisaccharide, le *manninotriose*, qu'on rencontre dans la Manne du Frêne, ce trisaccharide donne à son tour une molecule de glucose et deux de galactose.

**Le verbascose**, existant dans les racines du *Verbascum Thapsus*, est un isomere du stachyose

**Le lupéose**, signale dans les graines de *Lupinus luteus*, est un tetra ou un hexasaccharide forme par la condensation de levulose et de galactose.

### 4. Polysaccharides complexes

Ils sont constitués, comme toutes les substan precedentes, par la condensation de plusie molecules de monosaccharides, identiques ou di rents, mais le nombre *n* de ces molecules est in termine, la forme des polysaccharides comple est $[C^6(H^2O)^5]^n H^2O$ Il s'agit de substances ayant u grande importance en physiologie végétale et d le type est l'amidon.

#### a Amidon

Avec l'amidon on n'a plus a faire à une substar dissoute, comme toutes les precedentes dans le s cellulaire, mais à de petits corps solides figur les grains d'amidon Ce polysaccharide ne f defaut que chez les Champignons, les Algu brunes, les Diatomees et les Cyanophycées Il exis dans les feuilles, les tiges, les racines, mais s'a cumule surtout dans les graines et les tubercule dans ce dernier cas on le designe sous le nom d fecule Le grain de Ble contient 70 %, le grain d Riz 85 % d'amidon, dans le tubercule de la Pomn de terre il en existe 25 % de matière fraîche

On extrait facilement l'amidon par trituration e lavage a l'eau

Les grains d'amidon se constituent dans le cyto plasme et à l'interieur d'organites speciaux, le leucites qui sont, les uns colores en vert par l chlorophylle (chloroleucites), les autres incolore (amyloleucites), lorsque le grain est devenu très volumineux le leucite n'est plus facilement appare

à la périphérie et il paraît libre dans le cytoplasme
La forme des grains d'amidon et leurs dimensions

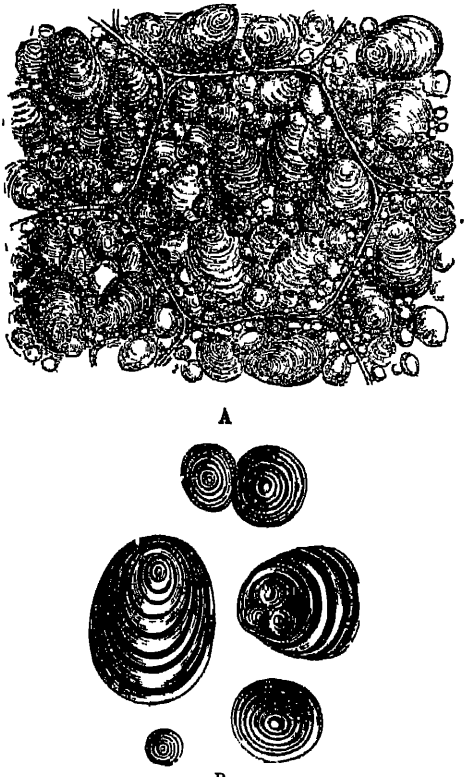



Fig 3 — A Cellules du tubercule de la Pomme de terre remplies de grains d'amidon, B grains d'amidon de la Pomme de terre isolés, celui de droite est composé

moyennes (de quelques μ à 100 μ) sont très variées,

elles sont caractéristiques de chaque espèce végétale, les figures 3 et 4 en donnent une idée, souvent simples, ils peuvent avoir une forme ovoïde, mais s'ils sont très nombreux dans une même cellule, ils arrivent à se comprimer les uns les autres et acquièrent, c'est le cas pour le Maïs (fig. 4, *b*), une forme polyédrique; des grains primitivement indépendants, arrivant au contact les uns des autres,

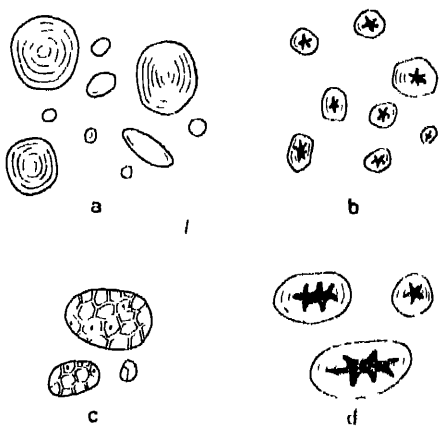



Fig. 4. — Grains d'amidon du Blé (a), du Maïs (b), de l'Avoine (c), du Haricot (d)

peuvent (fig 3, B à droite) présenter des zones d'accroissement communes, on a ainsi un grain composé, dans l'Avoine (fig. 4, *c*) il se forme toujours dans chaque leucite un grand nombre de grains d'amidon

Les grains d'amidon ne sont pas homogènes; ils sont constitués par des couches alternativement plus sombres et plus brillantes, déterminant une fine

striation concentrique qui correspond à l'accroissement du grain à l'intérieur du leucite, cet accroissement n'a pas toujours la même intensité dans toutes les directions, si bien que souvent les premières couches formées sont situées très excentriquement dans le grain, elles constituent la région appelée *hile*.

On admet que l'alternance de couches sombres et brillantes correspond à une teneur en eau différente de la substance fondamentale, en fait elle disparaît si on déshydrate d'une manière homogène par l'action de la potasse étendue

On peut également apercevoir, quoique avec moins de netteté, une striation radiaire

Si on observe des grains d'amidon entre deux nicols croisés à angle droit on constate que ces grains, se comportant comme une substance biréfringente, rétablissent la lumière dans le champ obscur, sauf suivant deux régions constituant, si le grain est sphérique, une croix noire très régulière, dont les bras se croisent au hile (fig 5, *a*) On admet pour expliquer ce fait que le grain d'amidon est constitué par une série d éléments biréfringents se comportant comme des cristaux uniaxes, les axes étant orientés normalement par rapport a la surface des zones d'accroissement, il s'agirait de sortes de sphérocristaux trichitiques, si (fig. 5) AB, CD sont les plans de polarisation des deux nicols, les particules 1 3 5 7, dont les axes se trouvent situés dans ces deux plans, ne rétablissent pas la lumière polarisée, alors que des éléments cristallins intermédiaires 2 4 6. 8, rétablissent la lumière Si le

grain d'amidon a un hile excentrique (fig 5, *b*) les deux bras constituant la croix noire et se croisant toujours au hile sont simplement plus ou moins déformés

A l'amidon correspond un réactif précieux et très

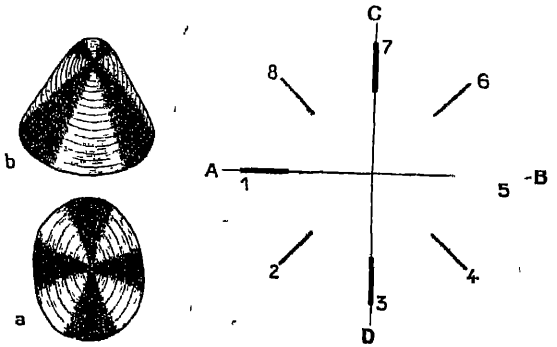



Fig 5 — Grains d'amidon présentant le phénomène de la croix noire en lumière polarisée

sensible, constitué par l'iode, une solution iodo-iodurée colore l'amidon en bleu et cette coloration disparaît à 70°, on dit souvent qu'il se constitue un iodure d'amidon sans qu'on sache s'il s'agit ici d'une véritable combinaison chimique ou d'un phénomène d'ordre physique La réaction peut s'effectuer avec de l'amidon solide, mais elle est plus nette encore avec l'*empois d'amidon;* on entend par ce terme le produit qu'on obtient en traitant de l'amidon soit par de l'eau bouillante ou dont la température dépasse 80°, soit par les alcalis (potasse ou soude très etendue) à froid,,il s'effectue dans ces condi-

tions un gonflement considérable des grains d'amidon dont le volume peut devenir plusieurs centaines de fois ce qu'il était au début, il s'agit d'un phenomène d'imbibition et on obtient ainsi une pseudo-solution d'un corps colloïde, opalescente, visqueuse et précipitant par l'alcool, elle ne traverse que très difficilement et seulement partiellement les filtres de papier et de porcelaine, elle ne dialyse pas

L'amidon ne réduit pas la liqueur de FEHLING et ne fermente pas alcooliquement

**Hydrolyse** On peut determiner l'hydrolyse de l'amidon, qui s'appelle quelquefois la saccharification, en portant de l'empois à une température sensiblement supérieure à 100°, realisée par pression à l'autoclave, ou, à la température de 100°, en faisant agir l'acide chlorhydrique à 5 %, c'est a dire à une concentration plus considérable que celle qui est suffisante pour réaliser l'hydrolyse de polysaccharides moins condenses Au bout d'un temps d'action suffisamment long l'unique produit de l'hydrolyse est du glucose, mais il se produit une serie d'hydrolyses intermédiaires qu'on peut mettre en évidence à l'aide de prises pratiquees sur le liquide à des intervalles de temps convevenables

MUSCULUS a represenţé l'hydrolyse de l'amidon comme s'effectuant selon les phases successives suivantes (il suffit pour écrire les reactions admises de prendre pour coefficient de condensation $n = 12$)

L'amidon donne tout d'abord naissance à une molécule de maltose et une molécule d'un corps un

peu moins condensé que l'amidon lui-même et qu'on appelle l'*amylodextrine*

$$\underset{\text{Amidon}}{[C^6(H^2O)^5]^{12}\ H^2O} + H^2O = \underset{\text{Amylodextrine}}{[C^6(H^2O)^5]^{10}\ H^2O} + \underset{\text{Maltose}}{[C^6(H^2O)^5]^2\ H^2O}$$

Du fait de l'apparition du maltose le liquide devient réducteur de la liqueur de Fehling, quant a l'amylodextrine elle se colore, en presence de l'iode, en un rouge cuivreux, le melange avec l'amidon restant non transformé donne par consequent avec l'iode une coloration violette et non plus bleue

L'amylodextrine à son tour donne une nouvelle molecule de maltose et de l'*erythrodextrine*, se colorant par l'iode en un beau rouge

$$\underset{\text{Amylodextrine}}{[C^6(H^2O)^5]^{10}\ H^2O} + H^2O = \underset{\text{Erythrodextrine}}{[C^6(H^2O)^5]^8\ H^2O} + \underset{\text{Maltose}}{[C^6(H^2O)^5]^2\ H^2O}$$

De même l'erythrodextrine se dédouble en maltose et une nouvelle dextrine, l'*achroodextrine*

$$[C^6(H^2O)^5]^6.H^2O$$

qui ne se colore plus du tout par l'iode

L'achroodextrine aboutit de même à la formation de maltose et de *dextrine* proprement dite

$$[C^6(H^2O)^5]^4.H^2O$$

cette dernière ne se colore pas non plus en présence de l'iode, mais elle est plus résistante que la précedente à l'action des acides, elle se transforme cependant en maltose, le maltose à son tour aboutit a la formation de glucose

Cette manière de concevoir l'hydrolyse de l'ami-

don a subi certaines modifications suivant les auteurs, les uns estiment que le nombre des dextrines faisant la transition entre l'amidon et le maltose est plus considérable, BROWN et HERON en distinguent jusqu'à 9, pour d'autres au contraire elles sont moins nombreuses et on admet souvent qu'il n'en existe que deux vraiment definies, l'erythrodextrine et la dextrine proprement dite, toutes les autres constituant des melanges

A la fin de l'hydrolyse par les acides il reste un faible résidu non saccharifiable, désigné sous le nom de *farinose* et qui paraît se rapprocher des celluloses

Dans ce qui precède nous avons supposé que l'amidon est une substance chimique, non definie en ce qui concerne son degré de condensation, mais du moins unique, differentes recherches montrent, au contraire, que cette matière est constituee au minimum par deux substances assez différentes, au moins au point de vue physiologique.

Prenons de l'amidon cru et traitons-le par un alcali très étendu (par exemple de la soude à 1 %), on constate que le grain se gonfle par pénétration d'eau qui dissout la matiere interne, l'enveloppe arrive à éclater et la substance interne se deverse au dehors, en neutralisant par l'acide acetique l'enveloppe se contracte, ce qui contribue à la séparation des deux substances Au bout de 24 heures, l'ensemble des enveloppes vides se dépose au fond du vase, le liquide qui surnage contenant la substance interne dissoute On peut purifier ces deux

substances qu'on designe, la première sous le nom d'*amylopectine*, l'autre sous celui d'*amylose*.

L'amylopectine, constituant pour chaque grain une série de sacs emboîtés, est insoluble dans l'eau froide, et se gonfle dans l'eau chaude, ses pseudo-solutions sont visqueuses, c'est l'amylopectine qui donne son aspect, sa consistance et ses propriétés physiques à l'emploi, c'est elle qui obture mécaniquement les filtres. A 130° l'amylopectine donne une solution opalescente qui, par refroidissement, ne donne pas lieu à un précipité L'amidon contient de 40 à 45% d'amylopectine

L'amylose paraît être en véritable solution dans l'emploi, mais elle présente par refroidissement le phenomène de retrogradation qui se traduit par la formation d'un précipité C'est l'amylose qui dans les grains d'amidon se colore en bleu franc par l'iode; l'amylopectine présente une coloration bleu violace.

Les deux substances se comportent, sous l'action des acides étendus à chaud, d'une manière identique en donnant du maltose et des dextrines, il est fort possible d'ailleurs qu'il existe toute une série d'intermédiaires entre l'amylopectine typique et l'amylose, l'amidon serait alors un mélange d'un très grand nombre de substances ne différant que par leur degre de polymérisation

*Variétés d'amidon* — A côté de l'amidon typique que nous venons d'envisager et qui est de beaucoup le plus repandu, on a signale des corps qui jouent le même rôle, ont une constitution chimique très analogue, mais se distinguent par la forme et la

manière dont ils se comportent vis à vis de l'iode

On a décrit dans l'Iris, le Sorgho, le Riz, les Orchidées, l'Erable, etc. , des grains d'amidon se colorant en rouge violace par l'iode, peut-être se trouve-t-on en présence de mélanges d'amidon et d'érythrodextrine.

De même chez les Algues rouges il existe des grains lenticulaires, souvent circulaires, mais pouvant avoir un contour irrégulier, ne possédant pas de striation visible, présentant le phénomène de la croix noire, se dissolvant à 75° dans l'acide chlorhydrique ou la potasse, et donnant avec l'iode une coloration rouge vineux ou violette D'ailleurs, d'une manière generale, les polysaccharides figurés des Algues rouges et des Algues brunes paraissent assez différents de l'amidon typique des plantes supé-

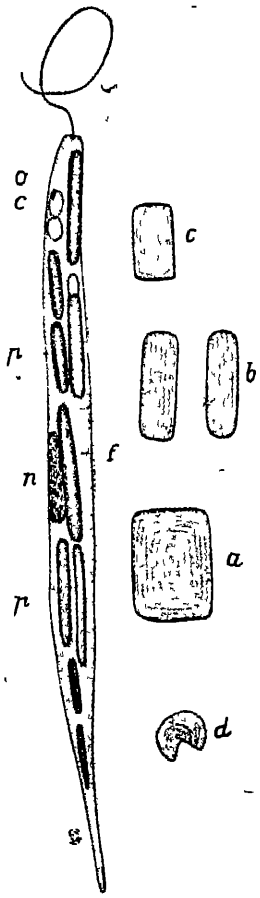



Fig 6 — Paramylon *p* dans un *Euglena*, *n*, noyau, à droite grains de paramylon grossis (*a*, *b*, *c*, *d*).

rieures Ils présentent avec ce dernier la propriété de fournir a l'hydrolyse uniquement du glucose

Chez les Euglenes et plusieurs Flagelles on trouve (fig 6) des corps de formes variées, à striation concentrique, sur lesquels l'acide chlorhydrique est sans action et qui ne se colorent pas par l'iode, leur substance constitutive a reçu le nom de *paramylon*

On a signalé chez le *Bacillus amylobacter* et le *Granulobacter butyricum* des grains bleuissant par l'iode et qui appartiennent egalement au groupe des matières amylacees

En resume, quelles que soient les variations qu'il peut présenter, l'amidon est un polysaccharide complexe figuré dont l'hydrolyse aboutit à la formation d'un unique hexose, le glucose, on exprime le fait en disant que l'amidon est une hexosane et plus spécialement une *glucosane*

### b Inuline

Dans les organes de réserve de beaucoup de Composées (tubercules d'*Inula*, de Topinambour, de Dahlia, racines tubérisées de Chicorée), de Campanulacées et de Lobéliacées, chez le *Leucoium* et le *Galanthus nivalis*, l'*Acetabularia*, parmi les Algues rouges, et certains Lichens, l'amidon est physiologiquement remplacé par un autre polysaccharide qui en diffère sensiblement en ce qu'il est soluble dans le suc cellulaire. Il s'agit d'ailleurs d'une pseudosolution, car la substance en question, l'inuline, est un colloide

Pour faire apparaître l'inuline dans les cellules, il faut traiter celles-ci par de l'alcool fort qui précipite la substance sous forme de sphérocristaux (fig 7) offrant le phénomène de la croix noire Elle est levogyre, alors que l'amidon est dextrogyre et ne donne avec l'iode aucune coloration

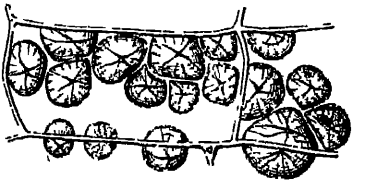


Fig 7 — Inuline précipitée par l'alcool à l'état de sphéro-cristaux dans le parenchyme d'un tubercule de Dahlia

L'hydrolyse par les acides est très aisée, beaucoup plus que celle de l'amidon, et donne naissance a du lévulose, en passant par une serie de produits intermédiaires homologues des dextrines, mais levogyres et appeles lévulines Il s'agit donc avec l inuline d'une *lévulosane.*

Tanret a montré que dans les tubercules de Topinambour il existe plusieurs sortes d'inulines que des manipulations appropriées permettent de séparer, l'auteur a pu differencier les cinq substances dont nous indiquons dans le tableau qui suit certains caracteres différentiels, l'un de ces caractères est basé sur ce que les inulines donnent bien à l'hydrolyse du levulose comme produit essentiel, mais aussi de petites quantités de glucose, variables precisément avec les differentes inulines.

| | Poids moléculaire | Pouvoir rotatoire | glucose levulose | Point de fusion |
|---|---|---|---|---|
| Inuline | 4827 | — 39°5 | 0 06 | 178° |
| Pseudoinuline | 2610 | — 32°2 | 0 13 | 175° |
| Inuléine | 1645 | — 29°6 | 0 15 | |
| Hélianthénine | 1924 | — 23°5 | 0 22 | 176° |
| Synanthrine | 1319 | — 17° | 0 21 | 170° |

On a signalé des corps analogues, donnant du lévulose par hydrolyse, mais plus solubles, possédant un pouvoir rotatoire plus faible et donnant moins facilement des sphérites sous l'action de l'alcool, telles sont la *phléine*, la *tritucine*, la *graminine*, la *scilline*, l'*irisine*, dont les noms indiquent suffisamment la provenance

### c **Dextrines**

Les dextrines et les levulines que nous avons vues apparaître au cours de l'hydrolyse de l'amidon et de l'inuline peuvent s'observer à l'état libre chez les végétaux et, parmi les dextrines, vient se ranger une substance très importante en physiologie animale, le **glycogène** Alors qu'il n'est pas connu chez les plantes supérieures, il est au contraire très répandu dans le groupe des Champignons où il joue le rôle de l'amidon et des substances analogues On l'a signalé chez les Myxomycètes, les Mucorinées, les Ascomycètes (la Truffe en contient 31 % du poids de matière sèche, les Levures jusqu'à 40 %), les Basidiomycetes (14 % dans l'*Amanita muscaria*, 20 % dans le *Phallus impudicus*), c'est également une forme de glycogène que contiennent les Cyano-

phycées (**Anabœnine**) et plusieurs espèces de Bactéries

On peut déceler la substance en question par la coloration à la safranine d'objets fixés au tannin et au bichromate de potassium, avec l'iode le glycogène donne une coloration brun acajou, disparaissant comme celle de l'amidon vers 70° C'est un colloïde soluble dans l'eau, insoluble dans l'alcool, les solutions aqueuses sont fortement opalescentes, son pouvoir rotatoire $[\alpha]_D = +200°$ est très voisin de celui de l'érythrodextrine, il ne réduit pas la liqueur du Fehling

En présence de l'acide chlorhydrique à 5 % l'opalescence disparaît et le glycogène se transforme en dextrines plus simples, en maltose, puis en glucose

On a appelé **paraglycogène** une substance qui se rencontre chez certaines Bacteries, qui se colore par l'iode à la façon du glycogène, mais n'est pas soluble dans l'eau, il s'agit peut-être d'une des nombreuses substances qui apparaissent intermédiaires entre le glucose et l'amidon et qui ne sont connues que par des réactions microchimiques

Chez les Algues brunes KYLIN a caracterise un polysaccharide assez répandu dans ce groupe de végetaux, la **laminarine**, qui joue le rôle de l'amidon mais peut être considérée comme une dextrine lévogyre, fournissant encore du glucose par dedoublement, Mme GRUZEWSKA vient de montrer que la laminarine du *Laminaria flexicaulis* résiste à 100° aux alcalis et que son hydrolyse par les acides est beaucoup plus lente que celle des dextrines ordinaires, il faut employer de l'acide chlorhydrique

à 6 % et le faire agir pendant 30 minutes à 120° pour obtenir la transformation à peu près complète en glucose

Ces exemples suffisent pour montrer qu'il existe entre l'amidon des plantes supérieures et les dextrines les plus simples toute une série d'intermédiaires, ne différant que par un degré de polymérisation variable, mais plus faible que celui de l'amidon, et jouant dans les végétaux où on les rencontre un rôle identique à celui qui revient à l'amidon typique

### d Celluloses

Avec les celluloses nous arrivons au contraire à un groupe de polysaccharides de poids moléculaires plus élevés que celui de l'amidon ; il s'agit d'une série de substances solides, constituant la matière fondamentale des membranes cellulaires, qui sont en effet, très généralement chez les végétaux, épaisses et rigides Les celluloses ont la même structure trichitique que l'amidon, sont par suite comme ce dernier biréfringentes et présentent le phénomène de la croix noire, facile à mettre en évidence sur des coupes transversales de fibres, éléments dont la paroi est particulièrement épaisse.

Les celluloses sont plus difficilement hydrolysables que l'amidon ; il faut pour réaliser leur dédoublement faire agir les acides à une concentration plus considérable, l'unique produit final de cette opération est le glucose ; mais, comme pour l'amidon, on passe par une série d'intermédiaires et en particulier par une substance, l'*hydrocellulose* ou

amyloïde, qui se colore en bleu par l'iode, comme l'amidon, et qu'on peut considérer comme la cellulose la moins condensée, ce serait elle qui existe dans les cellules jeunes.

La coloration en bleu de la cellulose peut se réaliser à froid en faisant agir, en présence d'iode, un acide concentré tel que l'acide sulfurique, l'acide phosphorique, ou encore le chloroiodure de zinc.

On a signalé aussi comme produit avancé du dédoublement de la cellulose un disaccharide, le cellose.

Suivant la facilité plus ou moins grande qu'elles présentent à l'hydrolyse, on a distingué un certain nombre de catégories de celluloses.

La **cellulose proprement dite**, insoluble dans la plupart des réactifs, se dissout dans le liquide de Schweitzer, oxyde de cuivre ammoniacal ; elle en est précipitée par l'eau, les acides étendus ou des déshydratants tels que le saccharose et l'alcool. On peut l'obtenir cristallisée par de telles précipitations et la chose a été en particulier réalisée d'une manière microchimique ; il suffit, pour y arriver, de traiter des coupes de Radis par une solution d'oxyde de cuivre ammoniacal, au bout de 12 heures on remplace le liquide par de l'ammoniaque qu'on renouvelle jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de coloration bleue ; on lave ensuite à l'eau distillée, il se produit alors des masses cristallines, sous forme de sphérites occupant l'emplacement des membranes (fig. 8).

Traité à chaud par un mélange d'acide azotique et de chlorate de potassium (réactif de Schulze) la

amyloïde, qui se colore en bleu par l'iode, comme l'amidon, et qu'on peut considérer comme la cellulose la moins condensée, ce serait elle qui existe dans les cellules jeunes

La coloration en bleu de la cellulose peut se réaliser à froid en faisant agir, en présence d'iode, un acide concentré tel que l'acide sulfurique, l'acide phosphorique, ou encore le chloroïodure de zinc.

On a signalé aussi comme produit avancé du dédoublement de la cellulose un disaccharide, le cellose

Suivant la facilité plus ou moins grande qu'elles présentent à l'hydrolyse, on a distingué un certain nombre de catégories de celluloses

La **cellulose proprement dite**, insoluble dans la plupart des réactifs, se dissout dans le liquide de SCHWEITZER, oxyde de cuivre ammoniacal, elle en est précipitée par l'eau, les acides étendus ou des déshydratants tels que le saccharose et l'alcool. On peut l'obtenir cristallisée par de telles précipitations et la chose a été en particulier réalisée d'une manière microchimique, il suffit, pour y arriver, de traiter des coupes de Radis par une solution d'oxyde de cuivre ammoniacal, au bout de 12 heures on remplace le liquide par de l'ammoniaque qu'on renouvelle jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de coloration bleue, on lave ensuite à l'eau distillée, il se produit alors des masses cristallines, sous forme de sphérites occupant l'emplacement des membranes (fig 8)

Traité à chaud par un mélange d'acide azotique et de chlorate de potassium (réactif de SCHULZE) la

cellulose ordinaire s'oxyde et aboutit à la formation d'acide oxalique, enfin elle fixe un certain nombre de colorants acides (hématoxyline, rouge Congo, benzopurpurine, deltapurpurine ) et apparaît par suite comme ayant des propriétés basiques

Fig 8 — Sphérites cristallins de cellulose obtenus artificiellement dans des cellules de parenchyme de Radis

Ces réactions colorantes de la cellulose ne se produisent plus lorsque la membrane est imprégnée de lignine, de cutine ou de subérine, mais si on vient par des traitements appropriés à détruire ou à enlever les substances surajoutées, les réactions se produisent à nouveau, c'est ce qui se passe pour les tissus du bois soumis à l'action de l'eau de JAVEL ou du réactif de SCHULZE

C'est la cellulose proprement dite qui forme la paroi des fibres du Lin, du Coton, la moelle d'*Helianthus*, etc

On a désigné sous le nom de **paracelluloses** des substances qui sont fréquemment associées aux précédentes, qui sont plus condensées, insolubles dans le réactif de SCHWEITZER et ne se colorent pas en présence de l'iode et de l'acide sulfurique

Elles peuvent être ramenées à l'état de celluloses proprement dites à l'aide d'un traitement prolongé par les acides étendus

Les **métacelluloses** ont un poids moléculaire encore plus considérable et se rencontrent surtout chez les Champignons (Basidiomycètes et Ascomycètes), elles ne sont pas ramenées à l'état de celluloses proprement dites par les acides étendus, il est nécessaire pour arriver à ce résultat de faire agir pendant plusieurs semaines de la potasse concentrée

Nous avons dit qu'inversement les **hydrocelluloses** sont plus simples que toutes les substances précédentes, elles bleuissent directement par l'iode, c'est dans cette catégorie que vient se ranger la **lichénine** qui existe dans les hyphes de *Cetraria*, les asques de *Peltigera*

D'une manière tout à fait accidentelle on a signalé des cas où la cellulose se constitue ailleurs que dans la membrane cellulaire, c'est ainsi que dans les cellules d'une Algue (*Phytophysa Treubii*), parasite de certains Urticées (*Pilea*), existent des grains de cellulose colorables par l'iode et l'acide sulfurique Dans certaines Saprolégniées (*Leptomitus lacteus*) se trouvent de même des grains de **celluline** (fig 9), constitués par une paracellulose, il en est de même des grains de **fibrosine**

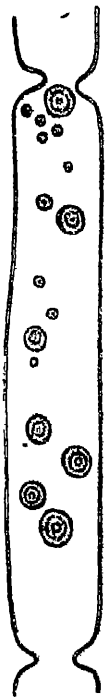


Fig 9 Grains de celluline dans un *Leptomitus* (Saprolégniée).

contenus dans les spores du *Podosphæra Oxyacanthæ* (Erysiphée)

### e Diverses autres catégories de polysaccharides complexes

Tous les polysaccharides complexes précédents fournissent à l'hydrolyse des hexoses, ce sont des hexosanes, les amidons, les dextrines, les celluloses sont des glucosanes, les inulines et les levulines des levulosanes Il existe en outre de très nombreux polysaccharides complexes chez les végétaux et formés par la condensation d'autres hexoses que les deux précédents, ce sont en particulier les *mannanes* dérivant du mannose, les *galactanes* dérivant du galactose, les *mannogalactanes* dérivant à la fois de mannose et de galactose

Les **mannanes** constituent en particulier des substances qui, histologiquement, se confondent avec les celluloses, car, comme ces dernières, elles contribuent à la formation des parois cellulaires, on les rencontre surtout dans les graines où elles forment une réserve (Luzerne, Caroubier, Févier, Dattier et nombreux Palmiers), on les a souvent désignées sous le nom d'**hémicelluloses**, elles se dissolvent facilement dans les acides étendus bouillants (1 % d'acide chlorhydrique par exemple); elles donnent ou non une coloration bleue par les acides et l'iode A l'hydrolyse elles donnent naissance à du mannose, mais peuvent fournir aussi du glucose ou du galactose

Comme type de **galactanes** nous citerons la

*gelose* ou agar-agar, existant dans la membrane de diverses Algues rouges ou brunes (*Gelidium spiriforme, Fucus islandicus.*.) et dont on connaît l'emploi en bacteriologie

D'autres polysaccharides complexes aboutissent par hydrolyse a la formation de pentoses, on les appelle des **pentosanes** Suivant qu'ils dérivent de l'arabinose ou du xylose, on a affaire a des *arabanes* ou à des *xylanes*, c'est ainsi que la substance connue sous le nom de *gomme de bois* et qu'on extrait de la membrane des cellules constitutives du bois est une xylane

On peut préparer la xylane en épuisant de la sciure de bois d'Angiosperme par plusieurs eaux chaudes, traitant à plusieurs reprises par de l'ammoniaque à 2 %, lavant a l'eau chaude, puis mettant à digérer dans une solution de soude à 5 %, la xylane sodée se précipite ensuite par l'alcool et est traitée par l'acide acétique, le produit redissous dans l'eau est neutralisé par du carbonate de sodium, puis précipité à nouveau par l'alcool et séché Le bois peut contenir jusqu'à 16 % de xylane, on en trouve de 10 à 15 % dans la paille

Enfin il arrive fréquemment que des polyoses complexes dérivent à la fois d'hexoses et de pentoses, tels sont les *arabinogalactanes*, les *xyloglucosanes*, etc. . , c'est ainsi que chez plusieurs graines (Capucine, Pivoine, Balsamine) (fig. 10), on observe des membranes cellulaires qui se colorent directement par l'iode, on en peut extraire par l'eau bouillante une galactoarabane qui précipite par l'alcool en une gelée incolore

La plupart des substances appelées **gommes** résultent de modifications de la membrane cellulaire, le type en est la *gomme arabique* produite par plusieurs espèces d'*Acacia* ; solubles dans l'eau et insolubles dans l'alcool, elles donnent à l'ébullition avec des acides minéraux étendus de l'arabinose et du galactose

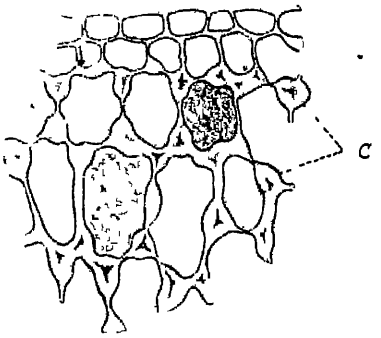



Fig 10 — Coupe transversale de la région externe d'une graine de Balsamine, *Tég* tégument, *C*, membranes épaissies constituées par une galactoarabane de réserve

Par l'action de l'acide azotique à chaud, toutes les gommes donnent naissance à de l'acide mucique, $CO^2H - (CHOH)^4 - CO^2H$, correspondant à la dulcite et caractérisant la présence du galactose libre ou engagé dans la molécule d'un polysaccharide

Comme les amidons et les celluloses, les gommes constituent un groupe de substances comprenant un grand nombre d'espèces La majeure partie de la gomme arabique est formée par une combinaison calcique de l'arabine ; on l'obtient en traitant une solution de gomme arabique à froid par de l'acide chlorhydrique et en précipitant par

l'alcool, à 150° l'arabine se transforme en une substance qu'on a appelée l'acide métagummique et qui n'est autre chose que la *cérasine*, c'est à dire le principe le plus abondant de la gomme du Cerisier et de l'Abricotier

La gomme des Acacias se constitue tout d'abord dans la région correspondant à l'assise génératrice, puis sa formation gagne le liber, les rayons medullaires et le parenchyme du bois le plus jeune ; il s'agit d'une dégénérescence cellulaire

Dans la Vigne, l'Ailante, le Cacaoyer, etc , le phé-

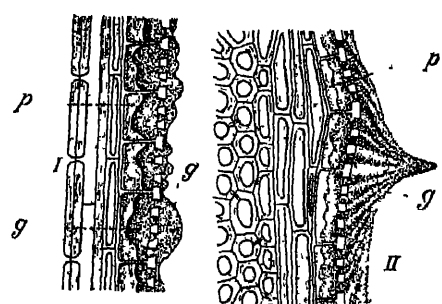



Fig 11 — Formation de gomme dans la Vigne
I, début de la formation de la gomme dans les cellules *p* bordant un vaisseau du bois. II, la gomme *g* se répand dans la cavité d'un vaisseau (MANGIN)

nomène est localisé dans les cellules parenchymateuses annexes des vaisseaux du bois et la gomme ainsi produite arrive à pénétrer dans les vaisseaux qui sont de la sorte obturés (fig. 11)

Les **mucilages** sont des melanges de substances qui ont la proprieté de se gonfler enormement dans

l'eau, sans s'y dissoudre entièrement, elles donnent

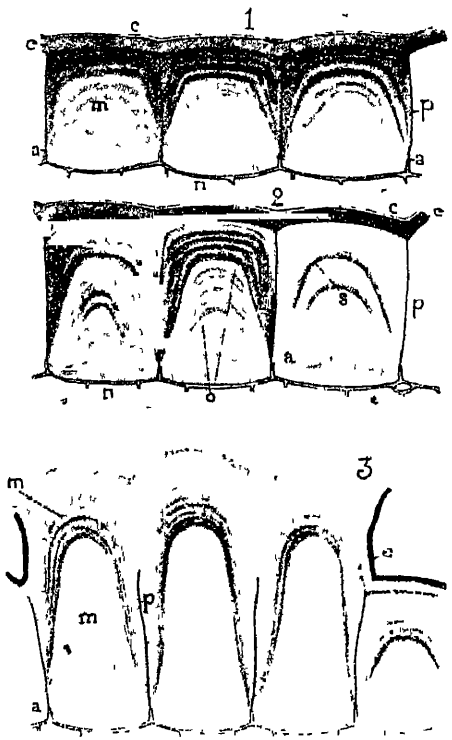



Fig 12 — Epiderme de la graine de Lin, 1, avant le gonflement, 2, après gonflement dans un sirop de glucose, 3, après gonflement dans une solution de soude, la cellule de droite est restée à peu près intacte et permet de juger du gonflement qui s'est produit dans les autres (MANGIN)

au liquide une consistance gélatineuse On peut les

precipiter de ces pseudosolutions par l'alcool, l'alun, l'acetate de plomb, etc .

Ces substances fixent des colorants tels que le rouge Congo, le bleu de naphtylene, la safranine, le bleu de méthylène ; les uns presentent certaines propriétés de la cellulose, solubilite au moins partielle dans l'oxyde de cuivre ammoniacal, colora-

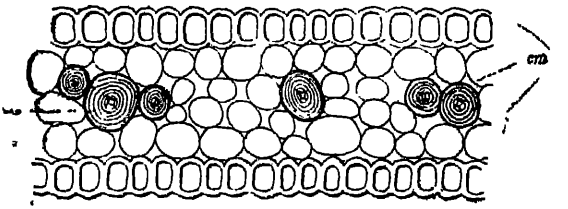



Fig 13 — Cellules à mucilage *cm* dans un pétale de Guimauve

tion en bleu par le chloroiodure de zinc, on les considère comme mélangées à la cellulose (mucilages cellulosiques), d'autres se rapprochent au contraire par leurs affinites vis à vis de certains colorants des composes pectiques que nous allons envisager

Les mucilages peuvent être intracellulaires ou superficiels, dans la graine de Lin le mucilage est constitue par des couches stratifiees (fig 12) qui se sont successivement formées contre les membranes externes des cellules epidermiques et qui arrivent à occuper tout l'intérieur de la cellule Dans la Guimauve (fig 13), dans les tubercules d'Orchidées le mucilage se constitue dans des cellules pro-

fondes Chez de nombreuses Algues les mucilages apparaissent à la periphene des cellules libres [*Nostoc, Zygnema* (fig 14)] ou dans la lamelle moyenne de cellules constituant un tissu [*Fucus* (fig 15)]

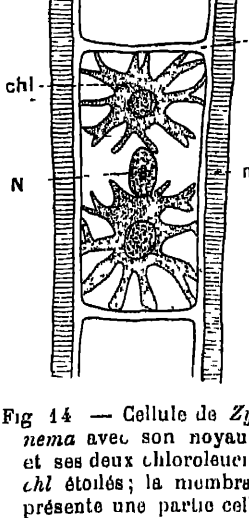



Fig 14 — Cellule de *Zygnema* avec son noyau *N* et ses deux chloroleucites *chl* étoilés ; la membrane présente une partie cellulosique *c* recouverte d'une gaine mucilagneuse *m* apparaissant comme striée.

Il s'agit de substances groupees plutôt par leurs propriétés physiques et leur allure histologique que par leur constitution chimique qui est assez mal connue, elles donnent à l'hydrolyse par les acides du glucose, du mannose et du galactose, elles se rapprochent donc des substances précédemment envisagées ainsi que des composés pectiques dont il nous reste à dire quelques mots

Les **composés pectiques**, également mal définis au point de vue chimique, sont très répandus chez les plantes et contribuent en particulier à la formation des membranes cellulaires. Il s'agit de substances ayant une consistance analogue à celle des mucilages et qui fournissent à l'hydrolyse de l'arabinose et du galactose, du fait de ce dernier sucre, les composés pectiques donnent par oxydation, sous

l'action de l'acide azotique, de l'acide mucique, ils ne se dissolvent pas dans l'oxyde de cuivre ammoniacal et ne donnent pas de coloration bleue en présence de l'iode, avec ou sans traitement par les acides, il s'agit d'autre part de composés ayant une réaction acide et fixant par suite les colorants basiques (safranine, bleu de méthylène, brun de Bismarck, vert d'iode), ils présentent de plus une élection particulière pour le rouge de ruthénium (solution ammoniacale de sesquichlorure de ruthénium) qui les colore vivement en rouge (MANGIN) Ils sont beaucoup plus riches en oxygène que les polysaccharides proprement dits

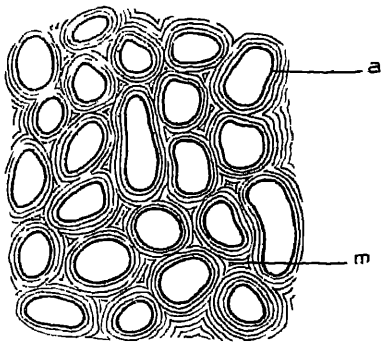



FIG 15 — Portion de thalle de *Fucus vesiculosus*, les membranes cellulosiques *a* sont écartées par la formation d'un mucilage *m*

Nous ne citerons parmi ces substances que la pectine et l'acide pectique

C'est la **pectine** qui existe en dissolution dans le suc de nombreux fruits mûrs ou d'autres organes tels que la Carotte, si on râpe par exemple des tubercules de Carotte, qu'on lave à l'alcool bouillante, qu'on fasse macérer dans de l'acide chlorhydrique à 2 %, qu'on filtre et qu'enfin on ajoute de

l'alcool, on voit se précipiter une masse floconneuse, translucide, constituée par de la pectine, c'est ce corps qui, facilement soluble dans l'eau chaude, constitue en majeure partie la gelée de Groseilles, de Pommes, de Poires et particulièrement de Coings

L'**acide pectique** est un dérivé de la substance précédente et existe surtout dans les parois cellulaires âgées, où il forme une combinaison insoluble correspondante au pectate de calcium On peut

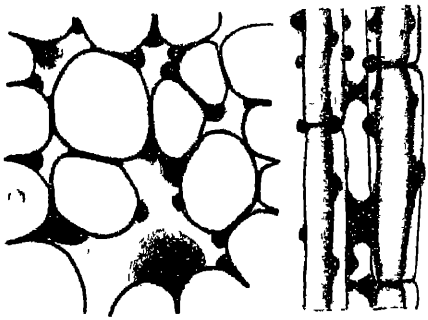


Fig 16 — Composés pectiques formant la lamelle moyenne des cellules de la feuille de *Narcissus pseudonarcissus* et occupant une partie des espaces intercellulaires (MANGIN)

facilement mettre en évidence la présence de ce composé dans la lamelle moyenne des parois, ainsi que dans les espaces intercellulaires (fig 16) On réalise la dissociation d'un tissu mou en le faisant macérer dans de l'oxalate d'ammoniaque qui libère l'acide pectique, puis dans un carbonate alcalin qui dissout ce dernier, il ne reste ainsi que les

parties cellulosiques des membranes, dont le ciment pectique a disparu, c'est d'une manière analogue qu'agit le *Bacillus amylobacter*, dans le rouissage du Lin par exemple. Une telle dissociation se produit d'ailleurs d'une manière normale pour certaines cellules végétales, c'est le cas des cellules mères des grains de pollen et de ceux-ci mêmes, qui s'isolent les uns des autres grâce à la gélification des lamelles moyennes

Malgré leur extrême diversité, les substances sucrées forment, nous le voyons, un ensemble bien défini, mais elles prennent surtout de l'importance au point de vue physiologique du fait que ce sont elles dont le mode de formation est le mieux connu, c'est à leur propos que nous allons envisager le phenomene chlorophyllien

# CHAPITRE II

## LA FONCTION CHLOROPHYLLIENNE

Considérées au point de vue physiologique, les plantes se divisent en deux groupes essentiellement distincts, les plantes vertes et celles qui ne le sont pas, la coloration des premières est due à une substance spéciale, la *chlorophylle*, et si on voulait être plus exact il faudrait parler de plantes pourvues et dépourvues de chlorophylle, car certains végétaux de la dernière catégorie peuvent présenter une coloration verte provenant de la présence d'un pigment d'une toute autre nature chimique et n'ayant nullement les propriétés physiologiques de la chlorophylle, c'est ce qui arrive par exemple pour certains Champignons

La plupart des plantes les plus hautement différenciées, par exemple celles qui intéressent l'agriculteur ou l'horticulteur, sont des plantes à chlorophylle, et une expérience très simple permet de nous rendre compte d'une de leurs propriétés les plus remarquables, prenons un grain de Blé, une graine de Haricot . et mettons-les à germer dans un sol constitué par du sable quartzeux soi-

gneusement calciné de manière à ce qu'il ne contienne pas trace de matiere organique, arrosons le substratum avec de l'eau contenant en solution les substances minérales que nous avons reconnues être nécessaires aux vegetaux supérieurs, nous constatons que les plantes se développent très normalement et qu'elles arrivent à fleurir et à fructifier, bien que nous n'ayons mis à leur disposition aucune matière organique capable de leur fournir de carbone, on peut s'assurer à la fin de l'experience qu'il existe une énorme disproportion entre la masse de carbone contenue dans les plantes et celle qui existait dans la graine

D'où provient ce gain de carbone? Les recherches de nombreux physiologistes ont etabli que c'est le gaz carbonique de l'air qui constitue pour les plantes vertes la source du carbone engagé dans les combinaisons organiques de ces végétaux, elles ont montré de plus que c'est la chlorophylle qui est l'agent de la decomposition du gaz carbonique et que la lumiere est indispensable à cette importante fonction de la plante Si on vient à répeter l'experience fondamentale, a laquelle nous venons de faire allusion, a l'abri de la lumière, on voit que les plantes sont profondément modifiees dans leur allure générale, en même temps qu'elles restent dépourvues de pigment vert, elles présentent des signes évidents de dépérissement, et il est aise de constater que dans ces conditions elles sont incapables d'accroître leur teneur en carbone, la lumiere solaire apparaît comme absolument nécessaire pour realiser la synthese de leur matiere vivante.

Les plantes vertes se distinguent donc à la fois des autres végétaux et de tous les animaux par la propriété qu'elles ont de fabriquer leur matière organique de toutes pièces a partir de substances empruntées au monde minéral, leur nutrition ne dépend donc d'aucun autre être vivant et on les appelle encore pour cette raison des plantes *autotrophes,* par opposition aux autres végétaux (Champignons, Bactéries, ainsi que quelques rares plantes Vasculaires) et aux animaux dont l'ensemble constitue le groupe des êtres vivants *hétérotrophes ;* ces derniers ont au contraire besoin, pour assurer leur nutrition carbonee, de substances organiques provenant plus ou moins directement des plantes vertes, autrement dit encore, aucun organisme hétérotrophe ne serait capable d'exister à la surface de la terre si les plantes vertes venaient à faire défaut

On conçoit que la formation des substances organiques à partir du gaz carbonique de l'air domine toute la physiologie végétale et c'est tout d'abord cette source de carbone que nous envisagerons ; la fonction de nutrition carbonée revenant à la chlorophylle a reçu le nom d'*assimilation chlorophyllienne ;* elle se traduit à l'extérieur de la plante par des échanges gazeux, le gaz carbonique étant absorbé et sa decomposition aboutissant à un dégagement d'oxygène ; ce sont ces échanges gazeux qui ont tout d'abord attiré l'attention et que nous considérerons en premier lieu ; nous verrons ensuite en quoi consiste le pigment chlorophyllien, comment la lumière intervient dans le phénomène,

# CHAPITRE II

## LA FONCTION CHLOROPHYLLIENNE

Considerées au point de vue physiologique, les plantes se divisent en deux groupes essentiellement distincts, les plantes vertes et celles qui ne le sont pas, la coloration des premières est due à une substance spéciale, la *chlorophylle*, et si on voulait être plus exact il faudrait parler de plantes pourvues et dépourvues de chlorophylle, car certains vegetaux de la dernière categorie peuvent présenter une coloration verte provenant de la présence d'un pigment d'une toute autre nature chimique et n'ayant nullement les propriétés physiologiques de la chlorophylle, c'est ce qui arrive par exemple pour certains Champignons

La plupart des plantes les plus hautement différenciées, par exemple celles qui intéressent l'agriculteur ou l'horticulteur, sont des plantes à chlorophylle, et une expérience tres simple permet de nous rendre compte d'une de leurs propriétés les plus remarquables, prenons un grain de Blé, une graine de Haricot.. et mettons-les à germer dans un sol constitué par du sable quartzeux soi-

divers phenomènes, il se produit un gaz, *l'air fixe*, notre gaz carbonique, qui vicie peu à peu l'atmosphère en la rendant impropre à la fois aux combustions et à la respiration des animaux Ces faits établis, PRIESTLEY montra que les plantes vertes ont la propriété, non seulement de vivre dans une atmosphère riche en gaz carbonique, mais encore de faire disparaître celui-ci, rendant ainsi l'air propre à la respiration des animaux

L'expérience fondamentale de PRIESTLEY consistait à vicier l'air d'un vase, soit par la combustion d'une chandelle, soit par la respiration d'une souris, quand la bougie s'était éteinte ou quand la souris subissait l'asphyxie, l'auteur remplaçait ces sources de gaz carbonique par un pied de Menthe, au bout de quelques jours il pouvait constater que l'atmosphère était redevenue susceptible d'entretenir la combustion d'une chandelle ou la respiration d'une souris. Les plantes vertes se comportent donc pour PRIESTLEY, d'une manière inverse de celle qui caractérise les animaux, alors que ceux-ci émettent de l'air fixe les plantes décomposent celui-ci Mais PRIESTLEY ne s'aperçut pas que la fonction qu'il avait observée pour les végétaux ne se produisait qu'à la lumière et la découverte du rôle des radiations solaires revient à INGENHOUSZ (1779)

Le savant médecin anglais, reprenant les expériences de BONNET faites avec des plantes vertes immergées dans l'eau, mit en évidence que la lumière était indispensable à la production de bulles gazeuses, et montra de plus qu'il s'agissait d'un dégagement d'air déphlogistiqué, c'est à dire d'oxy-

gène, il précisa en outre le point important de l'intervention de la chlorophylle, les organes verts se montrant seuls capables de donner naissance au dégagement des bulles. Ingenhoüsz arriva enfin à distinguer pour les plantes vertes deux sortes d'échanges gazeux, ceux qui s'effectuent à la lumière et qu'on peut rapporter a une *respiration diurne*, et ceux qui ont lieu à l'obscurité, ces derniers, qui constituent la *respiration nocturne*, aboutissent a rendre l'atmosphère irrespirable et sont inverses des précédents, les plantes vertes, suivant ces vues, se comporteraient a l'obscurité comme les animaux ou les plantes dépourvues de chlorophylle et ne regénéreraient l'oxygène qu'à la lumière

Pour Ingenhousz l'oxygène dégagé par les plantes vertes immergées dans l'eau provenait de la décomposition de celle-ci et c'est Senebier (1783) qui réussit a démontrer que sa formation était liée à la décomposition du gaz carbonique contenu dans l'eau, expliquant ainsi que la production des bulles gazeuses n'a plus lieu, comme l'avait déja constaté Bonnet, lorsqu'on fait bouillir au préalable l'eau servant à l'expérience, l'addition de gaz carbonique accentue le phénomène dans de fortes proportions et Sénebier entrevoit, sans en donner d'ailleurs de démonstration, la signification physiologique de cette fonction végétale, elle doit consister, d'après l'auteur, en la formation de la substance organique de la plante

Ce dernier point, si important pour la nutrition des végétaux, a été établi d'une manière précise par de Saussure (1804), celui qu'on peut regarder

comme le fondateur de la physiologie végétale montra que ce que nous avons appelé la respiration diurne constitue un phénomène de nutrition et qu'il en résulte un accroissement de poids pour la plante La faible quantité de gaz carbonique contenu dans l'air (de 2 à 3 dix-millièmes) ne fut pas sans embarrasser les premiers auteurs qui s'occupèrent de la fonction chlorophyllienne, mais DE SAUSSURE put démontrer qu'une plante verte ne tarde pas à périr lorsqu'on vient à la placer dans une atmosphère dépourvue de gaz carbonique ; si on charge au contraire de ce gaz une atmosphère confinée, on peut constater que le phénomène chlorophyllien est accru et avec lui le rendement en substance sèche DE SAUSSURE montra encore que la quantité de gaz carbonique contenue dans l'eau qu'absorbe la plante par ses racines est tout à fait insuffisante pour expliquer sa croissance et l'augmentation de son poids

Enfin, DE SAUSSURE, puis, avec plus de précision, GARREAU (1850), arrivèrent à modifier la notion précédemment acquise de deux sortes d'échanges gazeux, inverses l'un de l'autre, et alternant avec l'obscurité et la lumière, on se trouve bien en présence de deux fonctions, la respiration et la fonction chlorophyllienne, mais, contrairement à ce qu'on pensait jusqu'alors, la première se produit sans interruption chez la plante, elle a aussi bien lieu à la lumière qu'à l'obscurité, la seconde au contraire ne s'effectue qu'en présence de radiations lumineuses, ce que nous avons désigné avec INGENHOUSZ sous le nom de respiration nocturne correspond

au phénomène de la respiration des animaux, il est commun à tous les êtres vivants ; la respiration diurne n'est que la résultante de deux sortes d'échanges gazeux, ceux qui correspondent à la respiration d'une part, ceux qui proviennent de la fonction chlorophyllienne d'autre part, or, ces derniers se trouvent, dans les conditions ordinaires, masquer les précédents, leur intensité étant beaucoup plus grande, autrement dit c'est le phénomène chlorophyllien qui donne son sens au phénomène résultant.

Il suffit pour établir, avec GARREAU, la démonstration de la persistance de la respiration au soleil, de montrer qu'on peut soustraire une partie du gaz carbonique produit par la respiration d'une plante verte, avant que cette portion ait eu le temps d'être décomposée par la fonction chlorophyllienne, on y arrive en plaçant dans l'atmosphère d'une cloche, à l'intérieur de laquelle est enfermée la plante, un petit vase contenant de l'eau de baryte, on constate que cette eau de baryte ne tarde pas à se troubler du fait de la formation de carbonate de baryum insoluble, bien que la plante soit exposée à la lumière solaire

Plus tard enfin, BOUSSINGAULT précisa un résultat déjà obtenu par DE SAUSSURE, à savoir que dans le phénomène résultant le rapport des volumes de gaz échangés $\frac{O^2}{CO^2}$ était sensiblement egal à l'unité, ce qui amène a admettre que le gaz carbonique est entièrement réduit, que seul le carbone est retenu par la plante

Ainsi furent acquis peu à peu les faits essentiels relatifs à l'importante fonction qui permet aux plantes vertes de fabriquer leurs materiaux organiques aux dépens d'un constituant de l'air, considerons maintenant la question au point où elle est parvenue et envisageons tout d'abord le phenomène de l'assimilation chlorophyllienne uniquement au point de vue des échanges gazeux, ceux-ci constituant un moyen facile d'en reconnaître l'existence ou d'en apprecier l'intensite

### 2 Mise en évidence des échanges gazeux chlorophylliens

On peut actuellement démontrer l'existence du phénomène chlorophyllien par des méthodes variées permettant de déceler le dégagement d'oxygene et la disparition du gaz carbonique

L'observation de Bonnet peut facilement se répéter en s'adressant a des plantes aquatiques submergées (*Elodea, Myriophyllum, Hottonia, Algues filamenteuses*); il suffit de les placer dans de l'eau qu'on charge artificiellement et sans excès de gaz carbonique par l'addition d'une petite quantite d'eau de Seltz, on constate qu'à la lumière solaire ou à celle d'un bec Auer des bulles de gaz se dégagent, si les matériaux ne sont pas maintenus dans le fond du vase, les bulles formées determinent l'ascension de celles-ci parce qu'elles restent en partie adhérentes aux plantes, et cela a surtout lieu pour les Algues vertes (Conferves, Spirogyres) dont les filaments retiennent le gaz produit, l'obscurité succède-t-elle à la lumière l'oxygène degage

est peu à peu dissous et utilisé par la respiration des végétaux qui tombent à nouveau dans la partie inférieure du liquide

On ne voit rien se produire de semblable lorsqu'on

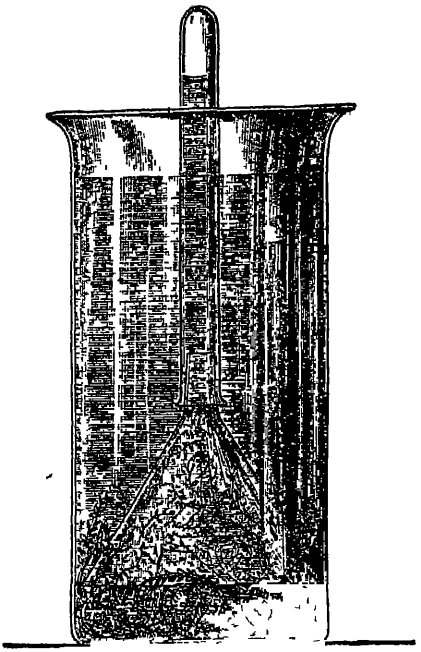


Fig 17 — Dispositif permettant de recueillir l'oxygène dégagé par des plantes aquatiques placées dans de l'eau chargée de gaz carbonique et exposée à la lumière.

ajoute à l'eau un peu d'eau de chaux qui précipite ou immobilise le gaz carbonique, ou si, prenant soin de faire bouillir l'eau immédiatement avant

l'expérience, on ne lui ajoute pas de gaz carbonique

La nature du gaz dégagé peut être mise en évidence de façons multiples, reprenant le dispositif precedent, on maintient les plantes en expérience a l'interieur d'un entonnoir de verre renverse plongeant en entier dans l'eau, et on adapte au dessus de sa partie étroite une éprouvette pleine d'eau (fig 17), les bulles gazeuses qui se détachent de la plante viennent s'accumuler dans l'éprouvette, il est aisé de constater que le gaz ainsi recueilli rallume une allumette qui ne présente plus qu'un point rouge, il détermine d'autre part la luminosité d'un bâton de phosphore se trouvant dans un flacon rempli en partie d'eau et en partie d'un gaz inerte.

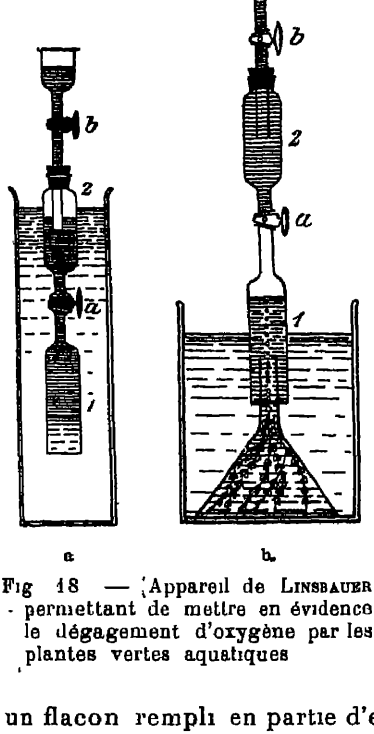



Fig 18 — Appareil de Linsbauer permettant de mettre en évidence le dégagement d'oxygène par les plantes vertes aquatiques

On s'est encore servi, pour reconnaître que le

gaz ainsi produit est bien de l'oxygène, d'un réactif très sensible de ce gaz, indiqué par SCHUTZENBERGER, il s'agit d'une solution de carmin d'indigo décolorée par l'hydrosulfite de sodium, à cet état le liquide est jaunâtre et il suffit de le mettre en présence de traces d'oxygène pour déterminer une coloration bleue L et R LINSBAUER ont construit, pour réaliser l'expérience, un appareil représenté par la figure 18. La solution décolorée d'indigo est introduite dans le tube 2, les tubes 1 et 3 étant remplis d'eau (fig. *b*), les robinets *a* et *b* étant fermés, on recueille les bulles de gaz dégagées par des plantes immergées dans le tube 1, puis l'appareil est transporté dans une cuve d'eau (fig *a*) de manière que le niveau extérieur du liquide arrive vers le haut du tube 2, les deux robinets étant ouverts le gaz passe du tube 1 dans le tube 2 et on constate que le réactif vire énergiquement au bleu.

On peut encore mettre des plantes vertes directement au contact d'une solution d'indigo décolorée et étendue, en présence de la lumière solaire ; on observe des lignes bleues se former dans le liquide, elles correspondent au parcours des bulles d'oxygène, rien de tel ne se produit à l'obscurité

BINDER et WEINLAND ont de la même manière proposé, pour reconnaître l'oxygène, une solution alcaline de pyrocatechine et de sulfate ferreux, en présence du gaz en question il se produit une coloration rouge due à la formation d'un sel alcalin correspondant à un composé acide de pyrocatéchine et de fer

Le dégagement d'oxygène produit dans l'assimi-

lation chlorophyllienne à l'etat de bulles gazeuses, alors qu'il provient de la decomposition du gaz carbonique dissous, s'explique aisement par le fait que l'oxygene est beaucoup moins soluble dans l'eau que le gaz carbonique (à 15° C le coefficient de solubilite de l'oxygène n'est que de 0,034, alors que celui du gaz carbonique est de 1,002)

On a d'autre part proposé, pour deceler l'oxygene produit par les cellules vertes à la lumière, différentes *méthodes* qu'on peut qualifier de *biologiques,* les reactifs correspondants étant ou bien des produits empruntés a des êtres vivants, ou bien même des cellules vivantes

C'est ainsi que le pigment du sang des Vertébrés, l'hémoglobine, agent des échanges respiratoires des animaux, a la propriété de se combiner à l'oxygène, changeant alors de couleur et présentant un spectre d'absorption différent, l'hemoglobine réduite a une coloration noire, celle du sang veineux, et son spectre d'absorption est caractérisé en particulier par une large bande unique située entre les raies D et E du spectre solaire, l'oxyhémoglobine est d un rouge vif, comme le sang artériel qui la contient, et la bande d'absorption à laquelle nous venons de faire allusion est remplacée par deux bandes bien distinctes

Ceci posé, on défibrine du sang de bœuf, on le prive d'oxygène à la trompe et on le laisse dans un flacon bien bouché en présence d'un excès de gaz carbonique Dans une grosse goutte de sang ainsi préparée, étalée sur une lame de verre, on place une feuille d'*Elodea* ou d'une autre plante aquatique et

on recouvre d'une lamelle, en 3 ou 4 minutes à la lumière directe, en 10 minutes environ a la lumière diffuse, on constate que le sang est devenu d'un rouge artificiel sur une zone de 0,5 - 2 mm. autour de la feuille et on peut observer le dédoublement de la raie de l'hemoglobine, il est possible par cette méthode de déceler 0 $cm^3$ 002 d'oxygene (ENGELMANN)

La *méthode des bactéries*, imaginée par ENGELMANN, est peut-être la plus sensible pour reconnaître le dégagement d'oxygène a partir de cellules vertes, elle est basée sur la proprieté que possèdent certaines bacteries de se déplacer, dans un milieu où l'oxygène n'est pas uniformément réparti, vers les régions où ce gaz est en plus grande quantité; ce phénomene de chimiotactisme est particulièrement net pour le *Bacterium termo* que l'on obtient aisément en laissant pourrir des haricots dans de l'eau, à partir de ce liquide on peut réaliser des cultures pures de la bacterie en question dans un bouillon de viande neutre et étendu, l'organisme est encore plus mobile dans ce milieu que dans l'eau

Plaçons dans une goutte de liquide un filament d'Algue verte filamenteuse telle qu'une Spirogyre, ajoutons des *Bacterium termo;* lutons les bords de la lamelle couvre-objet avec de la paraffine de maniere à éviter les echanges d'air entre le liquide et l'atmosphère et abandonnons la preparation à l'obscurité, on constate qu'au bout d'un certain temps les bactéries sont uniformement reparties dans le liquide et restent immobiles, cela tient à ce que la petite quantite d'oxygène qui existait au début à

l'état dissous a disparu du fait de la respiration de l'Algue et des bactéries elles-mêmes Mais, si on vient à exposer la préparation à la lumière, les bactéries redeviennent très mobiles et on les voit se diriger et s'accumuler contre le filament vert, témoignant ainsi que celui-ci est le siège d'un dégagement d'oxygène On estime que cette méthode élégante, mais d'ailleurs indirecte, permet de déceler $1 . 10^{9}$ milligramme d'oxygène Le *Bacterium termo* peut être remplacé dans ces expériences par certaines autres espèces de bactéries et aussi par des Infusoires, ou encore par des spermatozoïdes d'Étoile de mer présentant les mêmes propriétés chimiotactiques vis à vis de l'oxygène.

Les *bactéries lumineuses* ont elles aussi été utilisées pour mettre en évidence la production d'oxygène dans le phénomène chlorophyllien, on sait qu'un certain nombre d'espèces de bactéries ont la propriété d'émettre des radiations lumineuses et on a établi que l'oxygène est absolument indispensable pour que cette fonction s'exerce, si on réalise, dans un liquide compris entre lame et lamelle, une association constituée par des cellules d'Algues vertes et d'une bactérie lumineuse telle que le *Bacterium phosphoreus*, les deux sortes d'organismes épuisent le milieu en oxygène à l'obscurité et on constate que bientôt la bactérie cesse de luire, vient-on à exposer le tout à la lumière pendant quelque temps, la préparation, observée de nouveau à l'obscurité, présente une luminosité très nette

Les deux dernières méthodes que nous venons d'exposer ne sont d'ailleurs pas exemptes de toute

critique et leur sensibilité même fait que dans un cas particulier il y a lieu de se demander si le dégagement d'oxygène qu'elles revelent est bien le fait de la fonction chlorophyllienne, c'est ainsi que la méthode des bactéries lumineuses donne des resultats positifs avec des feuilles de *Lamium album* complètement desséchées et par suite incapables d'assimiler le gaz carbonique, il s'agit alors de transformations chimiques qui n'ont rien à voir avec le phénomène qui nous occupe en ce moment

Pour être assure que nous sommes en présence de la fonction chlorophyllienne il est donc nécessaire de reconnaître d'autre part qu'une décomposition de gaz carbonique accompagne la production d'oxygène, on y arrive aisément en evaluant la quantité de gaz carbonique qui est fourni a la plante au début de l'expérience et celle qui subsiste après exposition à la lumière, les méthodes qui permettent cette évaluation sont alors celles qui sont employées pour mesurer l'intensité du phénomène

### 3 Mesure des échanges gazeux chlorophylliens

Pour se faire une idée de la valeur de l'assimilation chlorophyllienne on a utilise successivement diverses méthodes dont les unes s'appliquent plus specialement aux plantes aquatiques submergées, les autres particulièrement aux plantes aériennes

### a. Méthodes s'appliquant aux plantes submergées

Elles sont elles-mêmes de trois sortes, suivant qu'elles sont basées sur l'évaluation du nombre des bulles de gaz dégagées par les plantes, qu'elles permettent de doser exactement l'oxygène degagé ou encore de mesurer la quantité de gaz carbonique

*Methode de la numération des bulles* — Les renseignements qu'elle donne n'ont pas une valeur absolue, mais on s'est assez frequemment adressé à elle pour se faire une idée de l'influence des différentes conditions sur le phenomène chlorophyllien. Si on prend une tige d'*Elodea canadensis* ou de toute autre plante submergee, qu'on la sectionne très nettement, de manière à ce que la surface transversale ainsi réalisée ne soit pas recouverte par le mucilage bactérien qui se trouve entourer fréquemment les organes des plantes aquatiques, qu'on la place dans de l'eau chargée de gaz carbonique et qu'on la maintienne immobile de manière que la section se trouve toujours à la même profondeur dans le liquide, on constate que des bulles de gaz se dégagent à la lumière par la section et ces bulles peuvent être assez grosses et se succéder assez lentement pour pouvoir être comptées.

Leur nombre est constant lorsque toutes les conditions (intensite lumineuse, température) restent elles-mêmes inchangees, vient-on au contraire à modifier l'intensité de l'éclairement, la nature de la lumiere, la température, la nature du liquide. . il

s'établit plus ou moins rapidement un nouvel equilibre et le nouveau nombre de bulles degagees par unité de temps temoigne du changement que subit l'assimilation chlorophyllienne. La méthode que nous envisageons est donc surtout commode lorsqu'il s'agit de mettre en evidence d'une maniere rapide l'action des divers facteurs sur le phénomene qui nous occupe

On a cependant cherché à lui demander des indications absolues en évaluant micrometriquement le volume des bulles dégagées (Kohl), encore faut-il connaître exactement la composition du gaz qui les constitue, car, s'il présente les réactions de l'oxygène, il n'est pas formé uniquement par ce gaz et sa composition est variable, en particulier avec la température à laquelle est effectuee l'expérience.

*Dosage de l'oxygene* — La methode precedente cesse évidemment d'être applicable dans le cas où l'assimilation est très faible et où l'oxygène forme reste entièrement à l'état dissous dans le liquide mais on a songe alors a evaluer le phénomene chlorophyllien en dosant l'oxygène qui se trouve dissous dans le liquide avant et apres l'expérience la technique proposée à cet égard par Knieb (fig 19) consiste à placer des rameaux d'*Elodea* dans une cuvette contenant de l'eau où vivait la plante, mais après l'avoir filtrée, le liquide est recouvert a sa surface par une couche d'huile de 1/2 centimetre d'épaisseur et, à l'aide d'un tube *H* faisant office de siphon, on peut effectuer des prises du liquide.

On peut doser l'oxygene dissous dans un volume de l'eau en faisant usage de la methode de Winkler,

elle consiste à precipiter cet oxygene par un réactif approprie et d'en évaluer ensuite la quantité à l'aide d'une solution titrée On introduit dans le fond de l'eau, à l'aide d'une pipette, 1 centimetre cube de lessive de soude iodée (100 centimètres cubes de lessive de densite D = 1,35 et 10 grammes d'iodure

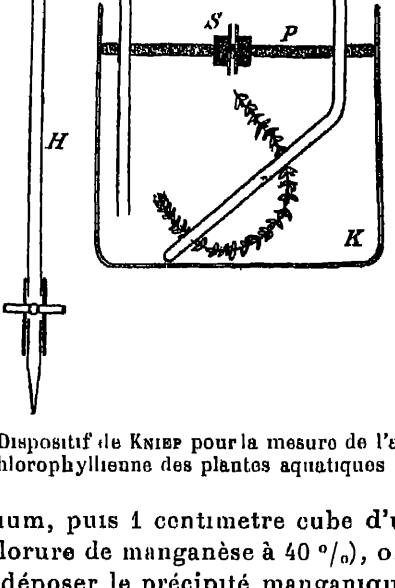



Fig 19 — Dispositif de Knieр pour la mesure de l'assimilation chlorophyllienne des plantes aquatiques

de potassium, puis 1 centimetre cube d'une solution de chlorure de manganèse à 40 °/₀), on agite et on laisse déposer le précipité manganique formé, on introduit de la même manière que précédemment 3 centimetres cubes d'acide chlorhydrique concentré et on agite de nouveau, le précipite est dissous et il est mis en liberté une quantité équivalente

d'iode qu'on dose en présence d'amidon et a l'aide d'une solution decinormale de thiosulfate de sodium, 1 centimètre cube de la solution employée correspond sensiblement à 1 cm³ 12 d'oxygène.

*Dosage du gaz carbonique* — D'autres expérimentateurs ont cherché au contraire à évaluer l'assimilation chlorophyllienne par des dosages successifs du gaz carbonique dissous dans le liquide où se trouve la plante en expérience C'est ainsi que Blackmann a utilisé un appareil assez compliqué qui assure un courant continu d'eau chargee de gaz carbonique au contact du végétal et permet de mesurer la quantité du gaz disparu par deux analyses effectuees au debut et à la fin de l'expérience. Nous renvoyons pour la disposition de cet appareil au mémoire de l'auteur et nous nous contenterons de signaler une derniere methode dont le principe est un peu different et qui a ete utilisee par Osterhout

Lorsqu'une plante aquatique est exposée à la lumiere on constate que le liquide, incapable de réagir à l'obscurité sur une solution de phénophtaléine, fait virer cette dernière au rouge d'une manière assez rapide, on admet que l'alcalinité est acquise par l'eau du fait de l'existence de bicarbonates qui se comporteraient comme une source de gaz carbonique pour la plante, on a songe a utiliser l'intensite de leur decomposition, mesuree par l'alcalinité acquise, pour évaluer le phénomène chlorophyllien

La plante aquatique est placée dans un tube contenant de l'eau à laquelle on ajoute un peu de bicarbonate alcalin et des traces de phénophtaléine,

dont on a reconnu l'innocuité vis à vis du végétal, on dose l'alcalinité avant et après l'expérience, et de la différence des deux résultats on conclut à la quantité de gaz carbonique décomposé On peut aussi évaluer l'intensité du phénomène chlorophyllien par l'inverse du temps qui est nécessaire pour produire une certaine alcalinité prise comme étalon et appréciée colorimétriquement

b **Méthodes employées pour les plantes aériennes**

Pour évaluer dans ce cas les échanges gazeux chlorophylliens, on utilise les mêmes dispositifs que pour l'étude du phénomène respiratoire, la plante considérée, ou le plus souvent l'organe étudié, est introduit dans un vase de verre où on emprisonne par du mercure un certain volume d'air qu'on a eu soin de charger de 8 à 10 % de gaz carbonique ; afin d'éviter l'action des vapeurs de mercure, qui sont nocives pour les végétaux, on recouvre la surface de ce métal se trouvant en contact avec l'atmosphère interne d'une mince couche d'eau Lorsque l'expérience est terminée, on procède à l'analyse de l'atmosphère et on compare la composition finale de celle-ci à celle du début, le volume gazeux total étant connu on en conclut les quantités du gaz carbonique qui a disparu et d'oxygène qui s'est dégagé, l'expérience montre d'autre part que la quantité d'azote présente dans l'atmosphère reste constante

L'analyse de l'atmosphère peut s'effectuer par les procédés eudiométriques généralement employés pour les mélanges gazeux, mais ordinairement on

a recours aux méthodes basées sur l'absorption successive du gaz carbonique et de l'oxygène ; le premier gaz est absorbé par une solution concentrée de potasse, le second par une solution concentrée de pyrogallate de potassium

Si les échanges gazeux effectués par une feuille à la lumière ont par exemple eu lieu dans un tube de verre gradué, on retire la feuille une fois l'expérience terminée, on note le volume de l'atmosphère, on fait arriver une solution de potasse et on procède à la lecture du nouveau volume gazeux, la diminution de volume représente la quantité de gaz carbonique qui restait dans l'atmosphère, une troisième lecture, faite après introduction du pyrogallate de potassium, renseigne sur le volume d'oxygène qui existe à la fin de l'expérience

Mais il y a souvent avantage à pouvoir faire des analyses successives de l'atmosphère dans laquelle se trouve l'organe vert sur lequel on expérimente ; on procède alors à l'analyse de volumes restreints prélevés sur la masse gazeuse où s'effectuent les échanges, il faut alors pouvoir 1° effectuer des prises de gaz aussi répétées qu'il est nécessaire, 2° procéder avec précision à l'analyse de faibles volumes gazeux.

*Appareil à prises* — Supposons que la plante soit enfermée sous une cloche A rodée à sa partie inférieure et exactement lutée sur une glace de verre (fig 20), par la tubulure supérieure l'atmosphère interne de cette cloche est en relation avec un tube de verre présentant un robinet *b* et se continuant par une boule, celle-ci, à son tour,

est en relation par un tube de caoutchouc *f* avec un réservoir *g* et, par un tube de verre muni d'un

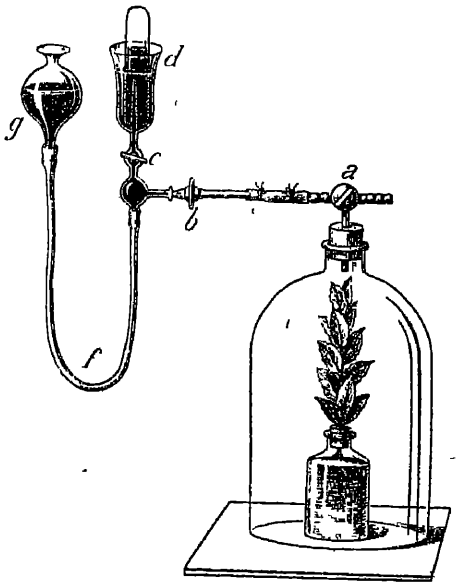



Fig 20 — Appareil servant à effectuer des prises de gaz dans une atmosphère où s'effectuent des échanges gazeux chlorophylliens

robinet *c*, avec une large cuvette *d*, cette cuvette est remplie de mercure, ainsi que la boule et le réservoir *g*.

Lorsqu'on veut procéder à une prise de l'atmosphère limitée par la cloche, on abaisse le reservoir *g* au dessous du niveau de la boule, on ouvre le robinet *b* et on aspire ainsi un certain volume de

gaz, on ferme $b$, on relève $g$ et, ouvrant le robinet $c$, on force le gaz à passer de la boule dans la cuvette $d$ où on recueille le gaz à l'intérieur d'une éprouvette pleine de mercure et renversée dans le fond de la cuvette, il suffit de quelques centimètres cubes de gaz pour pouvoir procéder à une analyse

*Microeudiomètre* — Pour effectuer celle-ci, on emploie la méthode des absorbants, dont nous avons précédemment indiqué le principe, mais modifiée de telle manière qu'elle se prête à l'analyse

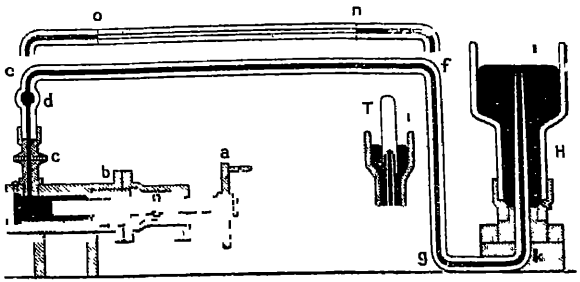



Fig 21 — Microeudiomètre Bonnier et Mangin destiné à l'analyse de faibles volumes gazeux

de très faibles volumes gazeux, et cela sans qu'il soit nécessaire d'effectuer aucune correction provenant de modifications possibles de la température et de la pression atmosphérique, l'appareil généralement employé à cet effet est celui de Leclerc, transformé par Bonnier et Mangin

Cet appareil (fig 21) est constitué fondamentalement par un tube de verre à parois épaisses et à section capillaire, dont la partie horizontale $ef$ est

divisée en parties d'égal volume, en *d* le tube en question presente un renflement, puis se trouve fixé sur un tube métallique *c* communiquant avec un réservoir de fonte *b* dans lequel peut se mouvoir un piston, grâce à une manivelle *a* De l'autre côte, le tube, quatre fois coudé à angle droit en *e, f, g* et *k*, vient aboutir à l'intérieur d'une cuve à mercure H, lorsque l'appareil est prêt à fonctionner il est rempli de mercure dans tout son intérieur et le niveau de ce liquide dans la cuve H est dans le plan horizontal contenant l'axe de la portion horizontale *e f* du tube divise L'éprouvette T qui nous a servi à recueillir une prise de gaz est alors introduite dans la cuve H et on l'abaisse jusqu'à ce que l'extrémite libre *ι* du tube arrive à être en contact avec le mélange gazeux, par un mouvement de la manivelle on aspire de ce mélange jusqu'a ce qu'il constitue une colonne arrivant jusqu'à la moitie environ de la partie verticale *fg;* on retire alors l'éprouvette et, agissant à nouveau sur la manivelle, on déplace la colonne gazeuse emprisonnée de manière à ce que le ménisque gauche se trouve coincider avec la division *o* de la graduation, on fait alors la lecture *n* du volume introduit

On substitue ensuite à l'éprouvette T une éprouvette de mêmes dimensions contenant sur le mercure une solution concentrée de potasse, on determine l'aspiration d'une colonne de liquide de quelques centimetres de long et on la fait circuler jusque vers le coude *f* du tube, de manière à mouiller les parois internes de toute la portion *f, g, k, ι;* ce faisant on ramene le gaz vers le reser-

voir *b* et la boule *d* a pour objet d'empêcher qu'il n'y pénètre ; on repousse ensuite le gaz dans la portion *f g k i* du tube et la petite quantité de la solution de potasse qui reste adhérente aux parois est suffisante pour déterminer l'absorption du gaz carbonique, par une nouvelle aspiration on effectue une seconde lecture $n'$ du volume gazeux, $n - n'$ représente le volume de gaz carbonique.

On opère exactement de la même manière pour l'oxygène et, sans procéder à un nettoyage du tube, on fait circuler dans la région *f g k i* une colonne de pyrogallate de potassium ; on ramène le gaz dans cette même région et on procède à une troisième lecture $n''$, $n' - n''$ représente l'oxygène, $n''$ l'azote et les autres gaz inertes Il est bon d'ailleurs de s'assurer que les lectures $n'$ et $n''$ correspondent bien a une absorption totale de chacun des deux gaz et, pour cela, de ne pas se contenter d'une seule introduction des réactifs, mais de remettre le melange a analyser en leur présence, jusqu'à ce que deux lectures successives soient identiques

L'analyse étant ainsi terminée, on enleve les réactifs restant a l'intérieur du tube à l'aide d'acide chlorhydrique etendu de son volume d'eau, puis on lave à l'eau et on dessèche enfin en déterminant à plusieurs reprises une série d'index d'air séparés par des index de mercure et en les rejetant à l'exterieur.

La composition centésimale en volume du mélange gazeux, resultant des indications precédentes, est evidemment

$$CO^2 = (n - n')\frac{100}{n} \qquad O^2 = (n' - n'')\frac{100}{n} \qquad Az^2 = n''\frac{100}{n}$$

Connaissant le volume de l'atmosphere dans laquelle se sont effectués les échanges gazeux et sa composition initiale on en conclut aisément à la valeur des volumes de gaz echangés

Timiriazeff a appliqué la methode que nous venons d'exposer au cas des plantes aquatiques et s'est servi d'un appareil microeudiométrique qui permet l'analyse des gaz constituant les bulles qui

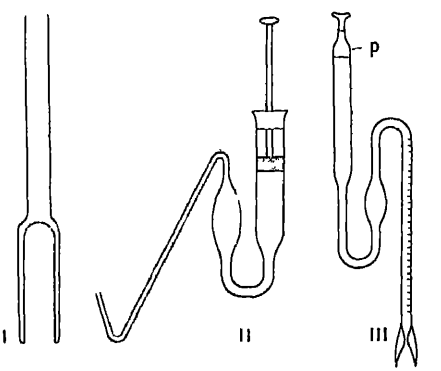



Fig 22 — Eudiomètre de Timiriazeff
I, petite cloche terminant une baguette de verre et destinée à recueillir les bulles de gaz dégagées, II, pipette servant à transporter le gaz recueilli en I dans l'eudiomètre III

se dégagent au soleil Un petit tube de transport I (fig. 22) est constitué par une baguette de verre qui se termine a sa partie inférieure par une sorte de petite cloche servant à recueillir les bulles, à l'aide d'une pipette II munie d'un piston, on peut aspirer

le gaz ainsi récolté et le faire pénétrer dans un entonnoir place à la partie inférieure d'un tube endiométrique gradué III ; un piston *p* permet d'aspirer le gaz et d'effectuer la lecture de son volume ; avec la pipette II on fait ensuite pénétrer de la potasse, puis du pyrogallate de potassium et on procede comme précedemment aux deux lectures nouvelles

Enfin différents appareils ont été proposés permettant d'évaluer le phénomène chlorophyllien simplement d'après la quantité de gaz carbonique décomposé et dispensant de prises de gaz et d'une analyse totale du mélange gazeux, il est facile d'imaginer en quoi consistent les diverses dispositions permettant de réaliser une telle mesure.

Il est à peine necessaire d'autre part de faire remarquer que les méthodes eudiometriques que nous venons d'exposer s'appliquent à tous les échanges gazeux de gaz carbonique et d'oxygène qui s'effectuent entre l'air et les végétaux, et en particulier aux echanges respiratoires

### 4 Séparation des échanges gazeux chlorophylliens et respiratoires

En fait, dans tout ce qui précède, nous avons envisagé, non pas le phénomène chlorophyllien isolé, mais bien la résultante de ce phénomène et de la respiration, car, nous avons déjà eu l'occasion de le faire remarquer, cette dernière fonction existe aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité Lorsqu'on veut être renseigné exactement sur les échanges

chlorophylliens il est donc nécessaire, connaissant les échanges respiratoires, d'effectuer une correction portant sur les indications relatives au phenomène global

Si nous désignons par $W_{CO^2}$ et $W_{O^2}$ les volumes de gaz carbonique disparaissant et d'oxygène dégagé par une plante donnee et exposee a la lumière pendant un certain temps, si $V'_{CO^2}$ et $V'_{O^2}$ sont les volumes de gaz carbonique degage et d'oxygene absorbé dans les mêmes conditions par la fonction respiratoire, les volumes $V_{CO^2}$ et $V_{O^2}$ qui se rapportent à l'unique fonction chlorophyllienne sont évidemment donnés par les formules

$$V_{CO^2} = W_{CO^2} + V'_{CO^2} \quad \text{et} \quad V_{O^2} = W_{O^2} + V'_{O^2}$$

Le volume de gaz carbonique decomposé par la plante verte est en effet celui qui a disparu de l'atmosphere augmenté du volume de ce gaz dégagé par la plante elle-même, tout se passe comme si, la plante ne respirant pas, on avait introduit au debut dans l'atmosphère une quantité supplementaire $V'_{CO^2}$ de gaz carbonique, de même, la plante a degage du fait de sa fonction chlorophyllienne un volume d'oxygene représente par la somme du volume de ce gaz dont s'est enrichie l'atmosphere et de celui que la plante a soustrait par sa respiration

Il faut donc, pour être renseigné exactement sur la valeur des échanges gazeux chlorophylliens, connaître celle des échanges respiratoires, différentes méthodes ont ete employées par Bonnier et Mangin pour arriver a separer les deux fonctions

### a Méthode des anesthésiques

CLAUDE BERNARD a montré que le chloroforme, l'éther, des acides tels que l'acide acétique en vapeurs, employés à des doses convenables, empêchent les échanges chlorophylliens de se produire, sans modifier ceux qui dépendent du phénomène respiratoire, celui-ci ne se trouve modifié ni dans son intensité, ni dans sa nature, c'est à dire que le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$ des gaz échangés, rapport qu'on désigne ordinairement sous le nom de quotient respiratoire, reste le même Ce n'est d'ailleurs que pour une certaine dose que le phénomène de l'assimilation chlorophyllienne reste ainsi suspendu, employés en quantité moindre les anesthésiques diminuent simplement son intensité, à une dose plus forte, ils deviennent nocifs, puis mortels

On peut rendre evidente cette action des anesthésiques en s'adressant à des plantes aquatiques (*Elodea, Ceratophyllum* ) chez lesquelles l'activité chlorophyllienne se manifeste, nous l'avons vu, par un dégagement de bulles gazeuses, si on place du *Ceratophyllum submersum* dans de l'eau préalablement agitée avec du chloroforme ou de l'éther on constate qu'à la lumière le végetal degage sensiblement le même nombre de bulles après 2 heures d'action de l'anesthésique, mais au bout de 21 heures le nombre de bulles est réduit au $\frac{1}{10}$ et enfin au bout de 25 heures tout dégagement a cessé

Il est d'ailleurs de toute necessité dans ces expé-

rience de s'assurer que, lavée à l'eau pure après avoir subi le contact de l'anesthésique, la plante reprend à la lumière ses propriétés primitives, et qu'en particulier elle dégage à nouveau de l'oxygène avec la même intensité que précédemment, car une action prolongée ou une dose trop considérable de la substance employée peut agir d'une manière toxique et altérer définitivement la plante; c'est ainsi que des rameaux feuillés d'*Elodea* ne produisent plus aucun dégagement d'oxygène au bout de 1 h 1/4 dans l'eau chloroformée; reportée dans l'eau pure elle apparaît comme partiellement décolorée et incapable de manifester les échanges gazeux caractéristiques de la fonction chlorophyllienne

Il faut donc déterminer pour chaque plante la dose exacte d'anesthésique qui suspend entièrement la fonction chlorophyllienne sans l'altérer d'une manière définitive et sans modifier la respiration, quand on opère sur des plantes aériennes on emploie avec avantage l'éther dont on peut se débarrasser par l'acide sulfurique lorsqu'on procède à l'analyse de l'atmosphère

Cela étant, on conçoit comment Bonnier et Mangin ont pu se servir de l'éther pour effectuer la séparation des deux fonctions qui entraînent des échanges gazeux inverses, plaçons des poids égaux de rameaux feuillés d'une même plante dans deux vases A et B contenant une atmosphère d'air chargé de gaz carbonique à une dose d'environ 8 %; les deux enceintes sont exposées pendant le même temps à la même lumière, après addition d'éther se vapori-

sant dans l'atmosphère B, ayant analysé les deux atmospheres au début on détermine leur composition à la fin de l'expérience, connaissant, d'une part les compositions centésimales successives des deux atmosphères et d'autre part les volumes des deux vases, on en conclut facilement les volumes de gaz echangés.

Dans le vase A il y a eu disparition d'un certain volume $W_{CO_2}$ de gaz carbonique et une augmentation $W_{O_2}$ d'oxygène, dans le vase B, où seule la respiration s'est effectuée, il s'est au contraire produit une absorption $V'_{O_2}$ d'oxygène et un dégagement $V'_{CO_2}$ de gaz carbonique, ces données permettent, comme nous l'avons dit plus haut, d'évaluer les volumes $V_{CO_2}$ et $V_{O_2}$ de gaz correspondant au phénomène chlorophyllien

Bonnier et Mangin se sont assurés que la respiration dans l'atmosphère éthérée était semblable à l'obscurité à ce qu'elle était en l'absence d'anesthésique, les nombres suivants temoignent qu'il en etait ainsi par exemple pour des tiges de Genêt

| Sans éther | Avec ether |
|---|---|
| $V'_{CO_2} = 5{,}71$ | $V'_{CO_2} = 5{,}58$ |
| $V'_{O_2} = 6{,}42$ | $V'_{O_2} = 6{,}30$ |
| $\frac{V'_{CO_2}}{V'_{O_2}} = 0{,}88$ | $\frac{V'_{CO_2}}{V'_{O_2}} = 0{,}87$ |

### b. Méthode de l'exposition successive à l'obscurité et à la lumière

Cette seconde méthode présente sur la précédente l'avantage que les deux expériences nécessaires

pour effectuer le départ entre les phenomènes chlorophyllien et respiratoire portent sur la même plante ou le même organe On maintient tout d'abord le vegétal à l'obscurite dans de l'air charge de gaz carbonique, au bout d'un certain temps on analyse l'atmosphere dont la composition a été établie au debut de l'experience, on obtient ainsi les deux volumes de gaz échangés $V'_{CO^2}$ et $V'_{O^2}$ se rapportant à la respiration; on repète l'expérience pendant le même temps à la lumière et on détermine les volumes $W_{CO^2}$ et $W_{O^2}$ du phénomene résultant, mais on ne pourrait ecrire les deux egalités .

$$V_{CO^2} = W_{CO^2} + V'_{CO^2}$$
$$V_{O^2} = W_{O^2} + V'_{O^2}$$

que si le phénomene respiratoire n'était pas modifié par la lumière, or des experiences, effectuées sur des plantes ou des organes depourvus de chlorophylle, ont montré que la lumière agit sur la respiration, nous verions qu'elle ne modifie pas le quotient respiratoire, mais qu'elle détermine une diminution de l'intensité de cette fonction, si à l'obscurité $V'_{CO^2}$ et $V'_{O^2}$ sont les volumes de gaz échangés, ils deviennent a la lumière $\frac{1}{n}$ $V'_{CO^2}$ et $\frac{1}{n}$ $V'_{O^2}$, il faut donc au préalable déterminer la valeur $n$ par une autre experience, faite avec une plante non verte et admettre que cette valeur, établie pour une intensité lumineuse commune aux deux expériences, s'applique à la plante verte; or

$\frac{1}{n}$ se trouve être compris, suivant les plantes, entre $\frac{19}{20}$ et $\frac{2}{3}$. On peut donc écrire :

$$V_{CO^2} = W_{CO^2} + \frac{1}{n} V'_{CO^2}$$

$$V_{O^2} = W_{O^2} + \frac{1}{n} V'_{O^2}$$

et on obtient pour le volume de chacun des gaz deux nombres limites, en prenant successivement pour $\frac{1}{n}$ la valeur minima et la valeur maxima que nous venons d'indiquer, les écarts ainsi obtenus ne sont d'ailleurs pas très considérables, en raison de la prédominance marquée que présente la fonction chlorophyllienne vis à vis de la respiration.

Les résultats fournis par cette seconde méthode sont d'ailleurs les mêmes que ceux qui résultent de la méthode des anesthésiques, ils ont été de plus contrôlés par deux autres méthodes, mais avec celles-ci nous ne pouvons plus déterminer que le quotient d'assimilation et non plus l'intensité du phénomène.

### c Méthode de la baryte

Elle repose sur l'expérience par laquelle Garreau a montré qu'on peut soustraire du gaz carbonique à une plante exposée à la lumière dans de l'air normal, une solution de baryte placée dans l'atmosphère se couvre en effet d'une pellicule de carbonate de baryum, alors que sans baryte l'air reste

exempt de gaz carbonique Deux récipients semblables A et B contiennent des rameaux feuillés aussi identiques que possible comme poids et surface foliaire; ce sont des cloches à section aplatie de sorte que les feuilles reçoivent la lumière d'une égale manière dans les deux cas, l'atmosphère interne de ces cloches est constituée par de l'air ordinaire, sans addition de gaz carbonique, dans le premier vase on introduit en outre un certain volume d'eau, dans le second un égal volume d'une solution de baryte

On effectue des prises de gaz après l'exposition des plantes a la lumiere et on procède à l'analyse des deux atmosphères, puis on verse dans l'eau de baryte, par un entonnoir à robinet, de l'acide chlorhydrique dilué, colore par de la teinture de tournesol, le gaz carbonique fixé se dégage et, par une nouvelle analyse effectuée lorsque tout le liquide est devenu rouge, on evalue le volume $V_{CO^2}$ fixe par elle.

Si les volumes d'oxygène existant à la fin dans les deux cloches, sont désignés par $A_{O^2}$ et $B_{O^2}$ et si on suppose que les volumes d'oxygène etaient identiques au debut de l'expérience, on constate que $B_{O^2}$ est inférieur à $A_{O^2}$, la différence $A_{O^2} - B_{O^2}$ représente évidemment le volume d'oxygène $V_{O^2}$ qui se serait dégagé aux dépens du gaz carbonique $V_{CO^2}$ soustrait par le baryte, le quotient $\frac{V_{O^2}}{V_{CO^2}}$ est donc celui de l'assimilation chlorophyllienne de la plante considérée

Après une première expérience on peut inter-

vertir les deux rameaux, de manière à s'assurer que dans ces nouvelles conditions les résultats restent les mêmes.

### d. Méthode des feuilles inégalement vertes

Bonnier et Mangin ont enfin employé une dernière méthode consistant dans la comparaison des echanges gazeux effectués à la lumière par des rameaux aussi identiques que possible, comme poids et nombre de feuilles, mais présentant l'une des feuilles encore jaunes ou d'un jaune verdâtre, l'autre des feuilles tout à fait vertes, comme cela arrive au printemps, par exemple chez le Fusain du Japon Ici encore on se borne à evaluer le quotient d'assimilation et celui-ci est établi sur des volumes de gaz correspondant à la différence existant entre les volumes de chacun des gaz contenus à la fin de l'expérience dans les deux enceintes remplies d'air chargé de gaz carbonique et exposées à la lumière

L'un des vases A contient le rameau le plus pauvre en chlorophylle, l'autre B le rameau le plus vert, des analyses effectuées au début et à la fin de l'expérience donnent, pour les volumes échangés dans le phénomène résultant, les valeurs $W_{O^2}$ et $W_{CO^2}$ pour l'atmosphère A, $W'_{O^2}$ et $W'_{CO^2}$ pour l'atmosphère B, les différences $W'_{O^2} - W_{O^2}$ et $W'_{CO^2} - W_{CO^2}$ correspondent aux échanges gazeux résultant de l'excès de chlorophylle existant en B, si on admet, et on peut le vérifier par une expérience faite à l'obscurité, que le phénomène respiratoire est le même dans les deux cas Nous nous trouvons donc, comme avec la troisième méthode, établir le quo-

tient d'assimilation d'une manière indirecte

Chacune des methodes que nous venons d'exposer se trouve avoir ses avantages et ses inconvenients, mais les résultats qu'elles ont fournis se trouvent en étroite concordance, et, grâce à leur emploi, on peut faire l'étude du phénomène chlorophyllien indépendamment de la respiration Donnons une idee de l'intensité des echanges gazeux chlorophylliens et de la valeur du quotient $\frac{O^2}{CO^2}$ d'assimilation.

### 5 Intensité des échanges gazeux chlorophylliens

Cette intensité, nous le verrons, est très variable avec les diverses conditions dans lesquelles se trouve la plante et particulièrement avec l'intensite lumineuse, mais, pour une lumière d'intensité moyenne elle est fréquemment de 2 à 10 fois et même 30 fois plus considerable que la respiration, qu'elle masque par conséquent complètement; si on s'adresse a la feuille, c'est a dire à l'organe assimilateur par excellence des plantes supérieures, on peut dire que le volume de gaz carbonique decomposé, par heure et par gramme de substance fraîche, est le plus communément compris entre 0 cm³ 75 et 1 cm³ 25

Le plus fréquemment on rapporte l'intensité du phenomène pour les plantes supérieures à l'unité de surface foliaire ($m^2$) et à l'heure ; le Soleil (*Helianthus annuus*) décompose ainsi environ 1gr55 de gaz carbonique dans les conditions naturelles moyennes Un hectare de forêt de Hêtre utilise par

an environ 11 000 kilogrammes de gaz carbonique et un calcul, forcement approché, conduit à regarder la quantite de ce gaz decompose par an à la surface de la terre comme representant $\frac{1}{70}$ du gaz carbonique total contenu dans l'atmosphere, il existe donc forcément, puisque la teneur de l'air en gaz carbonique reste constante, des phénomènes d'oxydation compensateurs, au nombre de ceux-ci se place la respiration des animaux et des végétaux dépourvus de chlorophylle

L'intensité de la décomposition du gaz carbonique varie, pour une même surface foliaire, avec les différentes espèces, si on la fait égale à 100 pour le Soleil, elle est de 95 pour le Ricin, de 80 pour la Capucine et de 57 pour le Haricot

### 6 Valeur du rapport des gaz échangés

#### a. Quotient du phénomène résultant

Boussingault avait déjà trouvé, pour le quotient $\frac{W_{O^2}}{W_{CO^2}}$ relatif à la résultante des deux sortes d'echangès gazeux qui ont lieu à la lumière chez les plantes vertes, des nombres toujours assez voisins de l'unité, compris entre 0,81 et 1,17, les travaux de Bonnier et Mangin ont donné à cet egard les mêmes indications, mais dans toutes ces recherches, comme dans celles de Dehérain et Moissan, Dehérain et Maquenne, les expériences ont été exécutées sur des organes detaches, le plus souvent des feuilles, et n'ont eu que quelques heures de durée.

Schlœsing fils s'est livré à l'étude de l'ensemble des échanges gazeux qui ont lieu au cours du développement d'une plante entière (Cresson, *Holcus lanatus*, Lin, Moutarde blanche ) se poursuivant pendant une période de 6 à 7 semaines

Les plantes étaient introduites dans un vase clos et diverses dispositions permettaient de surveiller chaque jour par l'analyse la composition de l'atmosphère interne, d'introduire quand cela devenait nécessaire de l'acide carbonique en quantité connue et d'absorber (par du cuivre chauffé au rouge) l'excès d'oxygène produit par les végétaux, l'analyse de l'atmosphère du début, de celle qui était réalisée à la fin de l'expérience, l'évaluation de l'oxygène fixé sur le cuivre et de l'anhydride carbonique introduit permettaient de connaître exactement les volumes de gaz carbonique disparu et d'oxygène dégagé Une expérience témoin, sans culture, renseignait en outre sur l'influence, très peu sensible du reste, du substratum servant de sol a la plante Schlœsing a toujours trouvé dans ces expériences pour le rapport résultant des valeurs supérieures à l'unité (variant de 1,11 à 1,33), aussi bien pour des Algues vertes que pour des plantes Phanérogames

Dans les expériences précédentes Schlœsing s'est attaché à maintenir une composition de l'atmosphère interne aussi voisine que possible, en particulier en ce qui concerne l'oxygène, de la composition de l'air. Nous décrirons avec un peu plus de détail l'appareil qui a servi a l'auteur à établir le rapport de l'oxygène dégagé et du gaz carbonique absorbé, sans chercher à obvier à l'accumulation

de l'oxygène par le fait de l'assimilation chlorophyllienne

Il consiste (fig 23) en un récipient de verre A au fond duquel se trouve le sol de culture, sable très pur imbibé d'une solution minérale nutritive ; le bouchon de caoutchouc qui ferme le col est noyé dans du mercure et laisse passer deux tubes, l'un BBC, deux fois recourbé à angle droit, s'élargit en C et plonge par cette région dans une profonde cuvette à mercure, l'autre GG servira à faire le vide et à introduire des volumes bien déterminés d'oxygène et d'azote, ce tube est fermé durant l'expérience

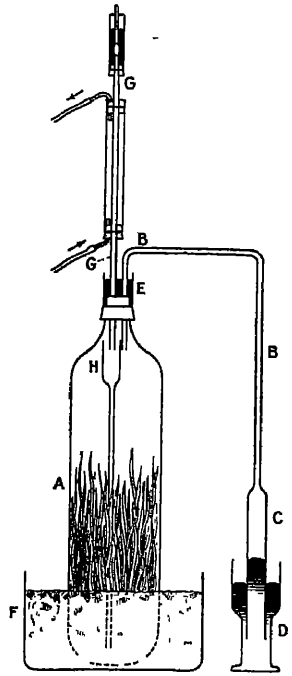



Fig 23 — Appareil de Schlœsing pour l'étude des échanges gazeux de plantes entières

Au début, on fait le vide dans l'appareil et on place le vase A dans un récipient F contenant de l'eau à 30°, de manière à provoquer le dégagement de vapeur d'eau du sol qui effectue un balayage des gaz, ou envoie à ce moment de l'eau fraîche dans le manchon qui enveloppe le tube, de manière a ce

que celui-ci serve de refrigérant, un entonnoir à long tube H sert à conduire l'eau de condensation fournie par ce réfrigerant Le gaz carbonique est introduit par le tube C à l'aide d'un volumetre spécial, les prises de gaz sont également effectuées par ce tube

Une culture d'*Holcus lanatus* a duré du 21 juillet au 6 septembre, et une experience témoin, dépourvue de plante, renseignait sur les échanges qui se produisaient entre le sol et l'atmosphère Si on compare les atmosphères du début et de la fin de la culture, on constate que la quantité d'azote n'a pas varié.

Le volume du gaz carbonique introduit était de 1 540 $cm^3$, il faut y ajouter 11 $cm^3$ dégagés par le sol, soit au total 1 551 $cm^3$, on en a extrait à la fin 23 $cm^3$ 6, il a donc disparu 1 527 $cm^3$ 4

Quant à l'oxygène, on en a extrait 2 898 $cm^3$ 1, il en a été absorbé 11 par le sol, soit au total de 2 909 $cm^3$ 1, alors qu'il en avait été introduit au début 1 174 $cm^3$ 2, les vegétaux en ont donc dégagé 1 735 $cm^3$ 9, et le rapport $\frac{O^2}{CO^2}$ se montre égal à 1,12

De plus, Schlœsing a établi le bilan du carbone au cours de cette expérience, en procédant à l'analyse élémentaire des plantes, ce bilan peut se représenter comme il suit

| | | mgr |
|---|---|---|
| AU DEBUT | Dans le sol | 58,1 |
| | Dans les graines | 8 |
| | Dans le gaz carbonique introduit | 826 |
| | Total | 892,1 |

| | | mgr |
|---|---|---|
| A LA FIN | Dans le sol | 88,7 |
| | Dans les plantes | 788,5 |
| | Dans le gaz carbonique restant | 12,7 |
| | TOTAL | 889,9 |

On retrouve donc à la fin tout le carbone existant au début.

La valeur du quotient resultant qui vient d'être etablie montre que la plante perd de l'oxygène au cours de la végetation, c'est à dire que pour une certaine quantité de gaz carbonique dégagé, le carbone et l'oxygene sont tous deux fournis par la plante même

On sait, depuis BOUSSINGAULT, que la matière organique végétale contient un poids d'hydrogène supérieur à celui qui, avec l'oxygène de cette matiere, formerait de l'eau; les résultats precédents sont en accord avec ce fait, et tout se passe comme s'il se degageait dans l'atmosphère non seulement l'oxygène du gaz carbonique decomposé, mais encore une partie de celui que contient l'eau qui participe à la formation de la matière vivante

Il existe d'autre part une autre cause à cet excès d'oxygène, elle réside dans l'absorption par la plante de sels oxygénés, azotates, sulfates, phosphates, leur reduction par le vegétal contribue à rendre le quotient résultant supérieur à l'unité On voit donc que le pouvoir de purification que possèdent les plantes vertes vis à vis de l'atmosphère est encore plus grand que ne l'avait découvert PRIESTLEY, non seulement elles décomposent le gaz carbonique degagé par la respiration et les fer-

mentations, mais elles produisent un excès d'oxygène qui correspond d'ailleurs, lors de la décomposition des matières organiques, à l'absorption de ce gaz nécessité par la combustion de l'azote, d'une partie de l'hydrogène et des éléments minéraux engagés dans ces matières organiques.

### b. Quotient d'assimilation

Bonnier et Mangin, dans leurs travaux sur la respiration des organes verts, ont d'autre part obtenu pour le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O^2}$ des valeurs ordinairement inférieures à l'unité, comprises par exemple entre 0,73 et 0,96, il en résulte que le quotient d'assimilation possède, d'après ces auteurs, une valeur $\frac{O^2}{CO^2}$ voisine de l'unité, mais légèrement supérieure à 1 (de 1,06 à 1,24), nous verrons ailleurs la conclusion qu'ils en tirent au point de vue de la nature des réactions chimiques qui correspondent à ces échanges gazeux

Plus récemment, Maquenne et Demoussy ont été amenés au contraire à regarder le quotient d'assimilation comme étant égal à l'unité, aux erreurs d'expérience près; mais le dissentiment porte particulièrement sur le mode d'évaluation des gaz échangés dans le phénomène respiratoire et c'est à propos de cette fonction que nous signalerons les résultats obtenus dans le travail auquel nous faisons allusion.

Les échanges gazeux produits par les plantes

vertes à la lumiere nous ont permis de découvrir le phénomène chlorophyllien et d'en effectuer une mesure, mais ils n'en constituent que le point de départ et l'aboutissement, il nous faut maintenant chercher à nous rendre compte de ce qui se passe à l'intérieur du végétal et tout d'abord à connaître la nature du pigment qui intervient dans l'assimilation du gaz carbonique

### 7 Possibilité d'échanges gazeux autres que ceux du gaz carbonique et de l'oxygène

On a recherché à plusieurs reprises s'il n'existait pas pour les plantes vertes des sources gazeuses de carbone autres que le gaz carbonique et on a surtout pensé à cet égard à l'oxyde de carbone, deja DE SAUSSURE a eté amene à le considérer comme une substance inerte, mais BOTTOMLEY et JACKSON, expérimentant avec la Capucine, ont cru pouvoir conclure que l'oxyde de carbone est utilisé par les plantes vertes; les auteurs estimaient l'utilisation du gaz en question, l'atmosphère étant debarrassee de gaz carbonique, par la formation d'amidon dans les feuilles, KRASCHENINNIKOFF, employant la méthode d'analyse eudiométrique d'une atmosphère chargée d'une quantité connue d'oxyde de carbone, n'a pu au contraire mettre en évidence la moindre assimilation de ce gaz

Les carbures d'hydrogène ne sont pas davantage utilisés par les plantes vertes, d'après les recherches de BOUSSINGAULT On n'a pas non plus mis en évidence de gaz autre que l'oxygène résultant du phénomène chlorophyllien

## B — LA CHLOROPHYLLE

Le pigment vert qui caractérise morphologiquement les plantes autotrophes se trouve localisé dans des organites spéciaux du cytoplasme, appelés *chloroleucites*, il y existe à l'état de gouttelettes ou de granules verts ou bien y constitue une couche périphérique homogène, le plus souvent, les chloroleucites sont assez nombreux dans une même cellule et y affectent la forme de grains, c'est ce qui arrive chez les plantes supérieures où l'organe particulièrement riche en chlorophylle est constitué par la feuille

Si nous pratiquons une coupe perpendiculaire à la surface d'une feuille, on constate que tout le parenchyme situé entre les deux épidermes est constitué, dans les régions qui séparent deux nervures voisines, par des cellules vertes dont l'ensemble forme le tissu assimilateur, le parenchyme foliaire chlorophyllien présente, suivant les cas, deux formes typiques le *tissu palissadique* est formé de cellules nettement allongées perpendiculairement à la surface de la feuille et pouvant constituer plusieurs assises superposées, le *tissu lacuneux* est constitué par des cellules sensiblement isodiamétrales, laissant entre elles des lacunes dont le volume arrive à atteindre ou dépasse celui des cellules elles-mêmes.

Pour les feuilles de beaucoup de Dicotylédones (Hêtre, Chêne ), les deux tissus coexistent, le premier est alors localisé du côté de la face supérieure, le second attenant à l'épiderme inférieur, il

s'agit alors de feuilles dites bifaciales (fig. 24) Mais on connaît d'autre part de nombreux exemples, réalisés surtout chez les Monocotylédones, où tout le parenchyme foliaire a la disposition palissadique [fig 25] (Iris ) ou lacuneuse (Orchidées . ); les feuilles ainsi constituees sont appelées homogènes ou centriques

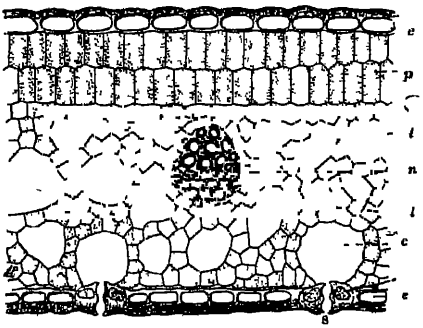



Fig 24. — Coupe d'une feuille à structure bifaciale le parenchyme chlorophyllien est palissadique (*p*) vers la face supérieure, lacuneux (*l*) vers la face inférieure

Ajoutons que les cellules épidermiques sont très generalement depourvues de chloroleucites, il n'y a d'exception que pour les cellules stomatiques qui, chez beaucoup de plantes, sont beaucoup plus répandues ou même uniquement localisees sur l'épiderme de la face inférieure

Au point de vue de l'origine des chloroleucites, nous nous contenterons de signaler le fait que les récentes recherches de GUILLIERMOND amènent à les

considérer comme dérivant de l'appareil mitochondrial de la cellule, on désigne sous ce nom des différenciations du protoplasme qui ont longtemps échappé aux recherches des histologistes, parce qu'il s'agit de constituants cellulaires qui sont détruits par l'acide acétique et par l'alcool, corps entrant dans la composition de la plupart des fixateurs ordinairement employes, lorsque les tissus sont au contraire fixes par des liquides appropries, amenant la chromisation préalable des mitochondries, celles-ci peuvent subir sans dommage l'action de l'alcool et on peut suivre sur des preparations la transformation de certaines d'entre elles en chloroleucites

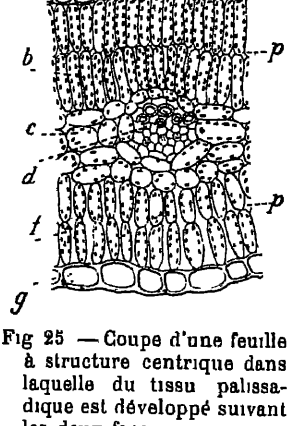



Fig 25 — Coupe d'une feuille à structure centrique dans laquelle du tissu palissadique est développé suivant les deux faces

Chez les Algues les cellules peuvent ne contenir qu'un petit nombre ou même un seul chloroleucite, qui par contre atteint souvent un grand développement, c'est ainsi que chez les Spirogyres (fig 26) il existe une ou plusieurs lames vertes disposées en helice dans la partie périphérique du protoplasme, dans les Mésocarpes c'est une lame axiale unique qui représente l'appareil chlorophyllien, chez les *Diapasmaldia* (fig 27, 1) il s'agit d'un anneau occupant la zone équatoriale des cellules qui ont la

forme de tonnelets, chez les *Cladophora* on observe un chloroleucite reticulé (fig 27, II)

Quelle que soit la forme des chloroleucites on observe fréquemment à leur intérieur des inclusions se colorant en bleu par l'iode, il s'agit d'amidon dont la formation est, nous le verrons, intimement liée à la présence de la chlorophylle

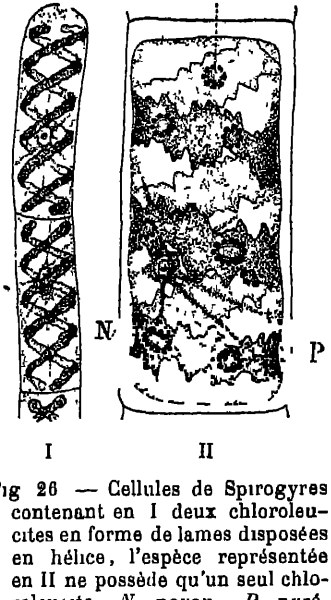



Fig 26 — Cellules de Spirogyres contenant en I deux chloroleucites en forme de lames disposées en hélice, l'espèce représentée en II ne possède qu'un seul chloroleucite *N*, noyau, *P*, pyrénoïdes, régions du chloroleucite autour desquelles se forment des grains d'amidon

### 1 Extraction de la chlorophylle

La substance verte localisée dans les chloroleucites peut être extraite très aisément de la feuille par suite de sa solubilité dans l'alcool, il suffit de broyer des feuilles riches en pigment (Épinard, Ortie, Lamier blanc ) en présence d'alcool fort, on obtient ainsi une solution très foncée, présentant une fluorescence tres marquée, et que Pelletier et Caventou (1817) ont désignee pour la premiere fois sous le nom de chlorophylle.

Mais il est facile d'autre part de reconnaître que ce pigment n'est pas constitue par une substance unique, qu'il est forme au contraire par un mélange de différentes substances Reprenons la solution

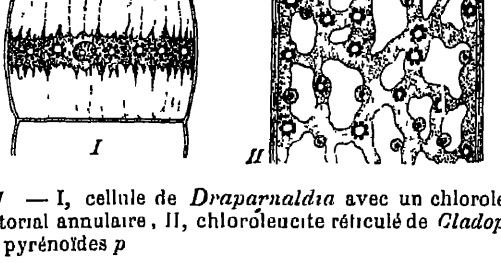



Fig 27 — I, cellule de *Draparnaldia* avec un chloroleucite équatorial annulaire, II, chloroleucite réticulé de *Cladophora* avec pyrénoïdes *p*

alcoolique de ce qu'on peut appeler la chlorophylle totale, si on vient à lui ajouter, lorsqu'elle est suffisamment diluée, de la benzine, à agiter le mélange des deux solvants puis à laisser reposer, on observe que l'emulsion de benzine dans l'alcool se detruit peu à peu, la benzine se sépare de l'alcool et se rassemble à la partie supérieure, or on constate que cette benzine est très fortement colorée en vert, alors que l'alcool n'a plus qu'une teinte jaune, la benzine a ainsi séparé un pigment vert qu'on peut appeler la *chlorophylle proprement dite* (ou plus simplement la chlorophylle) de pigments présentant une autre coloration

On peut encore, pour effectuer la séparation des deux sortes de pigments, utiliser le pouvoir absorbant du noir animal, une solution alcoolique de chloro-

phylle totale est entièrement décolorée par ce produit, si on traite ensuite le noir animal par de l'alcool à 65° on ne dissout que des pigments jaunes, un traitement ultérieur par l'éther enlève ensuite la chlorophylle ou plus exactement les chlorophylles proprement dites

### Xanthophylles ou carotines

Les substances qui colorent l'alcool en jaune constituent encore à leur tour un mélange de deux sortes de pigments les *xanthophylles,* qui sont peu solubles dans l'éther de pétrole et sont facilement transformés par les alcalis, et les *carotines,* très solubles dans l'éther de pétrole et inaltérables par les alcalis Xanthophylles et carotines ne jouant aucun rôle dans le phénomène de l'assimilation du gaz carbonique, il nous suffira d'en donner les principales caractéristiques avant d'étudier plus spécialement les chlorophylles proprement dites

C'est à des xanthophylles que les plantes étiolées, c'est à dire développées à l'obscurité, doivent leur coloration jaune, ces plantes permettent d'extraire facilement la xanthophylle à l'aide de l'alcool, les pigments verts n'existant pas dans ces conditions, il suffit de laver les feuilles jaunes à l'eau bouillante, de les sécher, de les pulvériser et de traiter par l'alcool

Il s'agit de substances qu'on peut obtenir à l'état cristallisé et auxquelles on reconnaît actuellement la formule $C^{40}H^{56}O^2$ et qui apparaissent par suite comme des produits d'oxydation des carotines (oxy-

carotines) Il en existe plusieurs variétés, comme l'a mise en evidence la méthode des absorbants dont nous allons être amené à parler à propos des chlorophylles proprement dites

Les carotines (érythrophylles) sont des carbures d'hydrogène ($C^{26}H^{38}$ d'après Arnaud, $C^{40}H^{56}$ d'apres Willstætter), ces corps cristallisent à partir de leur solution en tablettes rhomboidales et apparaissent d'un rouge orangé par transmission, d'un bleu

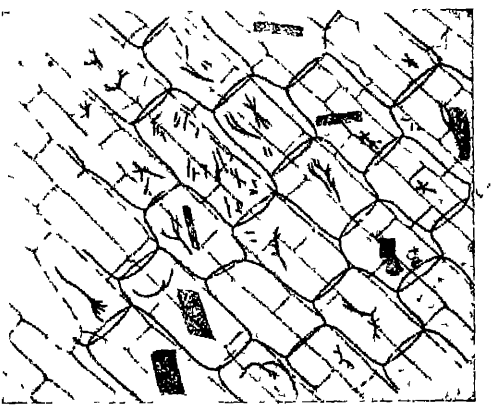


Fig 28 — Cristaux de carotine dans cellules de la feuille d'*Elodea*

verdâtre par reflexion, de tels cristaux se forment d'ailleurs normalement dans les cellules de feuilles âgées, en présence de l'acide sulfurique concentre les carotines se dissolvent avec production d'une coloration bleu indigo foncée

Il s'agit de pigments tres repandus dans le regne

vegetal et pouvant exister en dehors de tout pigment chlorophyllien, on en a signalé chez les Champignons [Mucorinees (*Pilobolus*), Ascomycètes (*Verpa*) .] et dans des organes non verts de végétaux superieurs, dans le tubercule de la Carotte, où on l'a tout d'abord etudiée, la carotine apparaît dans les cellules à l'etat cristallise sous forme de tablettes (chromocristallites) (fig 28), de même les fruits jaunes ou d'un rouge orange doivent leur coloration à des substances de cette série, on les observe alors à l'état de corps figurés existant a l'intérïeur de leucites qu'on désigne sous le nom de *chromoleucites* et qui paraissent n'être que des chloroleucites transformés

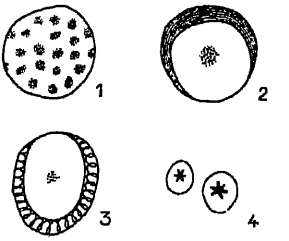



Fig 29. — Chromoleucites, 1, 2, 3 du fruit de Courge, 1, chromoleucite contenant des granulations jaunes, 2, chromoleucite présentant un pigment réparti à la périphérie, dans le chromoleucite 3 ce pigment se présente sous la forme d'une spirale, 4, chromoleucites de la Tomate avec pigment cristallisé vers le centre

Si, àvec Courchet, on suit le développement de la Tomate, on voit en effet les cellules périphériques du pericarpe contenir d'abord un pigment vert, puis celui-ci diminue peu à peu et il apparaît des corps orangés formés par de la carotine, dans le fruit mûr toute chlorophylle a disparu De même dans la Courge le pigment vert fait place insensiblement, vers la périphérie des leucites, à de la carotine qui apparaît finalement sous la forme d'une

lame contournee en hélice et dont l'ensemble se trouve contenu, d'une maniere excentrique, dans une zone ayant en coupe optique la forme d'un croissant (fig 29)

Ce sont encore des carotines qu'on rencontre dans les feuilles florales colorees en jaune, orange ou rouge orangé, ainsi que dans les pollens presentant cette gamme de couleurs (Bouillon blanc)

Carotines et xanthophylles fixent très facilement l'oxygène et certains auteurs ont été amenés à les considérer comme jouant, de par cette propriété, un rôle important dans les phénomènes respiratoires (*pigments respiratoires* de PALLADINE)

### 2 Chlorophylles proprement dites

Revenons à la matière pigmentaire séparee par la benzine de la solution alcoolique complexe, ici encore nous nous trouvons en présence d'un mélange de plusieurs substances, ETARD avait déjà montré que les chlorophylles proprement dites ont des proprietes sensiblement différentes suivant les espèces végétales et qu'il pouvait même en exister plusieurs chez une même plante, c'est ainsi qu'il a pu isoler de la Luzerne 4 pigments verts, 4 medicagophylles, diffeiant entre eux par un ensemble de propriétés chimiques et physiques Mais c'est surtout TSVETT qui a etabli la methode mettant en évidence cette pluralite des chlorophylles et en permettant une séparation facile

Il s'agit d'une méthode purement physique dénommee par son auteur *méthode chromatographique par adsorption;* elle consiste essentiellement à faire

passer une solution de chlorophylle dans la benzine, le sulfure de carbone, à travers une colonne d'une matière inerte finement pulvérisée (carbonate de calcium précipité, sucre, inuline), on constate que dans ces conditions les pigments sont retenus en des zones différentes et qu'il s'établit une sorte de stratification correspondant à des substances diversement colorées, la colonne prend l'aspect d'une sorte de spectre, elle constitue un *chromatogramme*.

Si on opère par exemple à partir de solutions de chlorophylle totale dans du sulfure de carbone, on obtient dans la colonne de carbonate de calcium la série suivante de zones d'absorption

1° Une zone incolore,
1° Une zone jaune contenant une xanthophylle désignée par Tswett par la lettre β,
3° Une zone d'un vert olive sombre, correspondant à la chlorophylle β,
4° Une zone retenant la chlorophylle et de couleur vert bleu foncé,
5° Une zone correspondant à deux pigments xanthophylliens,
6° Une zone incolore,
7° Une dernière zone contenant une xanthophylle orangée

Quant aux carotines, elles traversent intégralement la colonne sans être fixées

Cette méthode très sensible est basée sur le fait que les différentes matières pigmentaires présentent des propriétés très variables en ce qui concerne les modifications qu'elles font subir à la tension super-

ficielle des solutions, or, suivant un théorème de Gibbs, une substance qui déprime la tension superficielle d'un solvant tend à s'accumuler à sa surface, à y être adsorbée, et le coefficient de partage entre la solution et la surface peut devenir infiniment petit, pratiquement nul, dans la colonne de carbonate de calcium les substances pigmentaires sont donc adsorbées à la surface des grains de craie et elles se separent suivant l'ordre decroissant de leur activité sur la tension superficielle

Nous voyons donc, en même temps que les pigments xanthophylliens sont multiples, qu'il existe au moins deux chlorophylles proprement dites, la chlorophylle α est la plus abondante et sa solution éthérée est bleue, la chlorophylle β donne avec l'éther une solution d'un vert olive Une fois retenus par la substance qui les a adsorbées, les pigments peuvent être repris par un solvant en faisant agir celui-ci sur la zone correspondante du tube où s'est constitué le chromatogramme, on peut ainsi évaluer les proportions de chaque pigment et on trouve qu'en moyenne 1 000 grammes de substance fraîche d'une feuille contiennent les quantités suivantes de pigments :

| | |
|---|---|
| Chlorophylle α | 2 |
| — β | 0,75 |
| Carotines | 0,16 |
| Xanthophylles | 0,33 |

On peut du reste isoler les deux chlorophylles α et β sans avoir recours à la methode que nous venons d'exposer, en s'adressant à des solvants appropriés Si on traite des feuilles desséchées par

de l'acétone a 85 % on dissout l'ensemble des pigments constituant la chlorophylle totale ; cette solution, reprise par l'ether de petrole et l'eau, donne une émulsion d'où se sépare l'éther qui entraîne à son tour les differents pigments, en ajoutant un egal volume d'alcool méthylique à 92 % il se forme deux couches, l'une, constituee par l'éther de pétrole, contient des carotines et la chlorophylle α, l'autre, constituée par l'alcool méthylique, les xanthophylles et la chlorophylle β, il suffit ensuite de separer chacune des chlorophylles des pigments jaunes qui l'accompagnent.

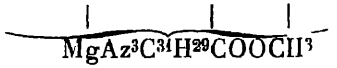
### a Composition chimique

Hoppe-Seyler (1879), analysant les cendres des chlorophylles, y a mis en évidence du phosphore et du magnésium, mais pas de fer, contrairement à ce qu'on pensait auparavant, le même auteur obtint d'autre part, à partir des dérivés de la chlorophylle, de la glycérine, de l'acide phosphorique, de la choline et un corps acide, l'acide chlorophyllanique, il arriva à cette notion que la chlorophylle est une sorte de lécithine dans laquelle le principe colorant joue le rôle d'un acide gras.

Cette etude chimique des chlorophylles vient d'être reprise récemment par différents auteurs (Tsvett, Willstætter, Marchlewski. ) et la conception d'Hoppe-Seyler a eté réconnue inexacte Les chlorophylles sont des substances azotées contenant du magnesium, mais le phosphore n'intervient pas dans sa constitution, elles apparaissent comme étant des ethers composés d'acides carbonés

tribasiques, l'un des carboxyles est engagé dans un noyau lactamique, un second etherifié avec l'alcool méthylique, le troisième combine avec un alcool particulier, le *phytol* ($C^{20}H^{30}OH$)

La chlorophylle α aurait ainsi comme formule




Quant à la chlorophylle β, elle est un peu plus riche en oxygène et differe peut-être de la précédente par un second noyau lactamique

### Dérivés de la chlorophylle

On connaît un très grand nombre de substances derivées de la chlorophylle, nous n'en signalerons que deux sortes, les unes se rapportent à des matières qu'on a observées chez les végétaux, les autres sont intéressantes à envisager parce qu'elles nous montrent les relations chimiques existant entre le pigment vert des plantes et l'hémoglobine des animaux.

Sous l'influence des acides contenus dans les cellules ou introduits artificiellement, les solutions de chlorophylle acquièrent rapidement une teinte brunâtre, due à la formation de substances qu'on a désignées sous le nom de *chlorophyllanes*, ici encore il s'agit de plusieurs substances, Tswett en a isolé deux à l'état de pureté par sa methode d'adsorption, ce sont des substances dépourvues de magnésium, la formule proposee pour la chlorophyllane α est la suivante

$(C^{34}H^{34}Az^{3})\ (COAzH)\ (CO^{2}CH^{3})\ (CO^{2}C^{20}H^{30})$

Les chlorophyllanes peuvent se combiner à des métaux tels que le zinc ou des sels de cuivre, de zinc, de fer, et il est vraisemblable que les métaux prennent alors la place du magnésium qui existe dans les chlorophylles dont dérivent les chlorophyllanes. Sous l'action des alcalis caustiques, les chlorophyllanes subissent une saponification amenant la formation de phytol et de substances azotées variées, phytochlorines, phytorhodines qui ne nous retiendront pas

A la chlorophyllane α correspond une solution ethérée d'un gris vert, à la chlorophyllane β une solution étherée d'un brun jaune

Si on fait agir les alcalis sur les chlorophylles elles-mêmes, ils déterminent la formation d'acides carbonés de basicité différente suivant la température à laquelle s'effectue la réaction, la lessive de potasse à la température d'ébullition donne naissance à des acides tribasiques appelés *chlorophyllines* et de formule $MgAz^{4}C^{34}H^{31}(CO^{2}H)^{3}$, à 140° on obtient des acides bibasiques, isomères, *glaucophyllines* et *rhodophyllines* $MgAz^{4}C^{34}H^{32}(CO^{2}H)^{2}$, à 200° enfin la réaction aboutit à des acides monobasiques, les *pyrrophyllines* et les *phyllophyllines*, $MgAz^{4}C^{34}H^{33}(CO^{2}H)$

Toutes ces phyllines contiennent le magnésium de la chlorophylle, mais on peut leur enlever ce métal en les traitant par des acides, on obtient ainsi toute une serie nouvelle de corps appelés *porphyrines*; considerons par exemple les pyrro-

phyllines, elles donnent naissance à des pyrroporphyrines de formule $C^{32}H^{36}O^2Az^4$ où Mg est remplacé par $H^2$, et il n'est pas sans intérêt de signaler qu'on obtient quelque chose de tout à fait analogue avec l'hémoglobine, substance colorante rouge du sang, celle-ci est une combinaison d'une substance albuminoïde avec l'*hématine* qui représente 5 % de la substance, cette hematine isolée a pour constitution $FeAz^4C^{32}H^{32}O^4$ rappelant beaucoup celle d'une pyrrophylline, mais où le magnésium est remplace par le fer

Sous l'action de l'acide chlorhydrique fumant, l'hematine donne naissance à l'*hématoporphyrine* $C^{32}H^{36}O^6Az^4$, ne différant de la pyrroporphyrine que par la teneur en oxygène ; on peut la considérer comme une dioxypyrroporphyrine On arrive ainsi à trouver une parente de constitution entre des produits dérivés des pigments chlorophyllien et sanguin, et la ressemblance se precise encore davantage par la nature des substances que peuvent fournir la pyrroporphyrine et l'hématoporphyrine, ces deux corps aboutissent en effet à l'*hémopyrrol*, qui est un méthylpropylpyrrol

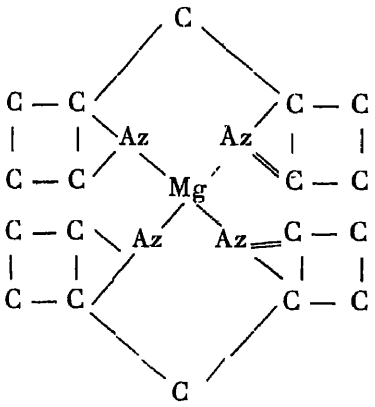
$$C^8H^{13}Az = \begin{array}{l} HC - C - C^3H^7 \\ \quad\| \quad\quad\| \\ HC \quad C - CH^3 \\ \quad\diagdown\quad\diagup \\ \quad\quad AzH \end{array}$$

substance qui absorbe l'oxygène de l'air pour donner l'urobiline.

Les deux pigments animal et végetal, dont les rôles physiologiques sont capitaux, mais d'ailleurs

fort différents, se rattachent donc au pyrrol et on a été tout d'abord tres frappé du fait de cette parenté chimique, mais le radical pyrrol se retrouve dans beaucoup de substances albuminoïdes, dans les alcaloïdes, etc , de sorte que le rapprochement n'a pas la valeur qu'on a cru tout d'abord devoir lui attribuer

De ce qui précède et de l'étude des autres dérivés de la chlorophylle WILLSTÆTTER a été amené à admettre pour cette substance un noyau semblable à celui de l'hématine et qu'on peut ainsi représenter




Le magnésium s'y trouve lié à des noyaux pyrroliques

### b Propriétés optiques; spectre d'absorption

Parmi les proprietés physiques de la chlorophylle il convient d'examiner la manière dont le pigment

se comporte au point de vue de l'absorption de la lumiere, la nature des radiations retenues par la chlorophylle et ses derives peut servir à les caracteriser, comme cela a lieu pour n'importe quelle substance chimique, mais, en dehors de cet interêt banal, le mecanisme même de l'assimilation du gaz carbonique est lié d'une maniere intime aux proprietes absorbantes que la chlorophylle possède vis a vis de la lumière

Si nous faisons traverser à de la lumière émise par un bec Auer une solution benzénique de chlorophylle totale, on constate que le spectre obtenu présente des régions noires, correspondant a des radiations absorbees par les pigments, pour une concentration et une épaisseur de liquide moyennes on obtient des bandes d'absorption qu'on peut aisément reperer Si A, B, C, D, E, F, G désignent les raies de Fraunhofer du spectre solaire, les sept régions d'absorption sont les suivantes (fig 30, A) En I se trouve une bande compacte, la plus large, située dans le rouge, occupant toute la region comprise entre les raies B et C et s'etendant un peu au delà de cette derniere, la bande II, plus etroite et constituée par une série de fines raies distinctes, se trouve située dans l'orangé, entre C et D, les bandes III et IV ont une allure semblable à celle de la bande II et se trouvent, la première dans le jaune, au delà de la raie D du sodium, la seconde à la limite du jaune et du vert, en deçà de la raie E, dans la moitié la plus réfrangible du spectre on observe trois regions d'absorption, V, VI et VII, formees chacune d'un tres grand nombre de raies, V

et VI se trouvent dans le bleu, VII dans le violet

Si la concentration augmente, ou si, pour une même concentration, la couche liquide interposée devient plus épaisse, chacune des sept régions que nous venons de distinguer s'élargit et elles

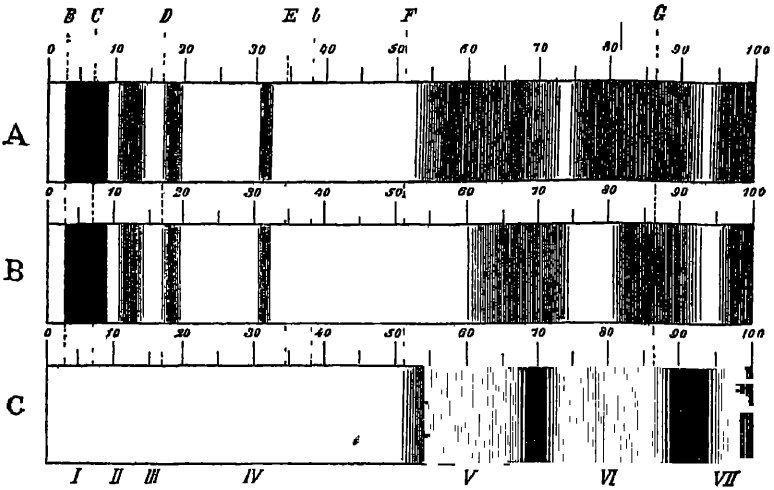



Fig 30 — Spectres d'absorption des pigments chlorophylliens, le spectre supérieur A correspond à une solution alcoolique de chlorophylle totale, le spectre moyen B est celui d'une solution de chlorophylle proprement dite dans la benzine, le spectre inférieur C est celui de la solution alcoolique de xanthophylle et de carotine

arrivent à confluer, d'abord dans la région bleu-violet qui est totalement absorbée, puis dans la région la moins refrangible (fig 31)

Vient-on au contraire à se servir d'une solution moins concentrée ou interposée sous une épaisseur

moindre, les raies se réduisent peu à peu et chacune des sept régions que nous avons envisagées se réduit, avant de disparaître, à une ou plusieurs raies très étroites, qu'on désigne sous le nom d'*axes* des bandes correspondantes, leur emplacement permet de définir très exactement les diverses régions d'absorption, c'est ainsi que la bande I, la plus importante, se réduit à deux raies géminées correspondant à des radiations de longueurs d'onde respectivement égales à 661 et 641 μμ

Les carotines et les xanthophylles ont des spectres d'absorption (fig 30, C) qui n'intéressent que la moitié la plus refrangible du spectre, du bleu au violet,

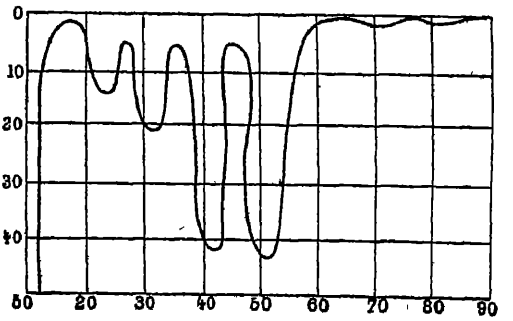



Fig. 31. — Courbe de l'absorption des radiations lumineuses par la chlorophylle en fonction de la concentration

les bandes d'absorption sont analogues aux bandes V, VI et VII de la chlorophylle totale, leur allure et leur emplacement varient d'ailleurs légèrement avec les divers pigments jaunes

Le spectre de la chlorophylle pure (fig. 30, B) est

par suite formé par les bandes I-IV et par les bandes V, VI, VII qui s'ajoutent à celles des carotines et des xanthophylles et leur sont tres comparables

L'etude isolée des propriétes présentées par les chlorophylles α et β vis à vis de la lumière permet de montrer que les spectres d'absorption de ces deux sortes de pigments sont tres voisins, mais diffèrent cependant dans le detail, c'est ainsi que l'existence d'un axe geminé pour la bande I, observée pour l'ensemble des deux sortes de pigments, s'explique par le fait que la chlorophylle α présente une bande d'absorption dont l'axe unique correspond à 661 μμ, l'autre axe est relatif à la chlorophylle β, de même la bande V est spéciale à la chlorophylle β, alors que la bande VI correspond à l'autre variété, les nombres suivants donnent d'ailleurs les longueurs d'onde correspondant aux axes des bandes d'absorption des deux chlorophylles élémentaires

| | I | II | III | V | VI | VII |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Chlorophylle α | 661 | 610 | 570 | | 492 | 432 |
| — β | 641 | 612 | 292 | 542 | | 455 |

Les dérives de la chlorophylle présentent des spectres d'absorption analogues à celui que nous venons de décrire, qu'il nous suffise de dire que les chlorophylles en ont un qui diffère du précédent en ce que les bandes, et particulierement la bande I, sont moins nettement délimitees et sont estompées sur leurs bords, c'est un phénomène qu'on observe lorsqu'on emploie une solution de chlorophylle qui n'est pas très fraîche

La valeur explicative de ces bandes d'absorption de la chlorophylle vis à vis du mecanisme de l'assimilation ne saurait exister que si la chlorophylle présente bien exactement les mêmes propriétés lorsqu'elle est contenue dans les cellules vivantes, c'est à dire en dehors de tout traitement chimique, on s'est assure qu'il en est bien ainsi en étudiant le spectre d'absorption de feuilles dont la translucidité se prête à l'expérience, dans ces conditions on obtient exactement les mêmes bandes d'absorption, qui se trouvent simplement toutes un peu decalées vers le rouge, ce qui tient à la nature différente du substratum, ce phenomène accessoire se produit aussi lorsqu'on ajoute de la gélatine à la solution de chlorophylle

*Fluorescence* Les solutions de chlorophylle émettent une lueur rougeâtre dont la longueur d'onde moyenne 650 μμ (la region s'étend de 680 à 620 μμ) correspond sensiblement à la bande principale d'absorption du spectre chlorophyllien

### 3 Conditions de formation de la chlorophylle

La formation de la chlorophylle est sous la dépendance d'un très grand nombre de facteurs, mais celui qui intervient avec le plus d'evidence est la lumière

#### a Action de la lumière

Nécessaire au fonctionnement de la chlorophylle la lumiere est également indispensable pour sa production, c'est un fait banal que les végétaux normalement verts sont uniquement colores en jaune par la xanthophylle lorsque leur dévelop-

pement s'effectue à l'obscurite, l'expérience montre d'autre part qu'une lumière assez faible est suffisante pour faire apparaître dans les cellules des quantités normales de chlorophylle et que l'optimum d'éclairement correspond à une valeur moyenne Faminzine a montré par exemple que des plantes etiolées verdissent plus rapidement lorsqu'elles sont exposees à la lumiere solaire tamisée par des feuilles de papier qu'à la lumière directe

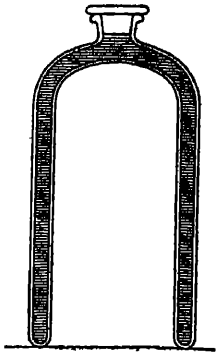


Fig 32 — Cloche a double paroi contenant une solution colorée et servant à étudier l'action des diverses radiations sur la formation et le fonctionnement de la chlorophylle

Si on cherche à faire la part qui revient aux diverses radiations dans la formation de la chlorophylle, on constate que le maximum d'action a lieu pour le jaune Pour effectuer cette étude on s'est servi surtout de cloches à double paroi (fig 32) remplies de solutions diversement colorees, si on emploie par exemple une solution de bichromate de potassium de concentration moyenne, on ne laisse arriver a la plante contenue dans la cloche que les radiations correspondant à la moitié la moins refrangible du spectre, c'est à dire le rouge, l'orangé, le jaune et une partie du vert, avec une solution ammoniacale d'oxyde de cuivre on laisse au contraire passer les autres radiations en arrêtant les precedentes

A une lumière de faible intensité on observe qu le verdissement est beaucoup plus rapide sous l première cloche que sous la seconde, mais le résul tat est fonction de l'intensité lumineuse, avec un lumiere intense on constate en effet que ce sont le plantes qui se trouvent dans la seconde cloche qu forment leur chlorophylle le plus rapidement, nou nous expliquerons bientôt cette apparente contra diction

On a cherché à preciser le rôle de diverses radia tions dans le verdissement et on a montré qu'e particulier les radiations obscures infra-rouges son sans action, on s'en assure en plaçant des plantule etiolees à l'interieur d'une cloche à double parc contenant une solution assez concentrée d'iode dan le sulfure de carbone, cette même solution, em ployee à une plus faible concentration, laisse pas ser les rayons rouges situés entre les raies A et l du spectre et celles ci se montrent egalement ineffi caces Quant aux radiations ultra-violettes, qu laisse passer une mince feuille d'argent, elles n'on qu'une très faible action

Si la lumière intervient de toute nécessité dan la production de la chlorophylle pour la plupar des plantès vertes, il y a cependant a cette regle de exceptions, c'est ainsi que les feuilles d'Oignon les plantules de divers Coniferes, les embryons de Gui, de *Viola*, certaines Fougères et bon nombre d'especes d'Algues vertes unicellulaires sont ca pables de developper de la chlorophylle à l'obscu rite on s'est assure qu'il s'agit bien ici d'un pigment assimilateur, les plantules de *Pinus Pinea*, de *P*

*silvestris* ou de *Picea excelsa* développées à l'obscurité sont en effet capables d'effectuer le phenomène d'assimilation aussitôt qu'elles sont exposées à la lumière.

Remarquons d'autre part que les branches de *Picea,* placées au printemps à l'obscurité donnent des pousses entièrement étiolees, il existe donc entre les pousses et les graines d'une même espèce une différence radicale dans la manière dont elles se comportent à l'obscurité en ce qui concerne la formation de la chlorophylle, ces faits ont conduit Lubimenko à émettre l'hypothèse que les graines diffèrent des tiges en ce qu'elles contiennent une substance capable de donner naissance à la chlorophylle en dehors de tout eclairement et que la lumière n'agirait sur les feuilles ordinaires que pour determiner la formation de cette substance, sorte de prochlorophylle, qui serait capable, dans certaines espèces végetales, d'émigrer dans la graine.

### b Action de la température sur le verdissement

La vitesse du verdissement, pour un éclairement donne, depend de la température, comme il arrive d'ailleurs pour toutes les fonctions des êtres vivants, c'est ainsi que les expériences de Wiesner ont donne les resultats suivants pour des plantules etiolées d'Orge

| Température | Temps au bout duquel apparaît le verdissement |
|---|---|
| 2-4° C | ∞ |
| 4-5° | 7 h 15 min |
| 10° | 2 h 30 — |
| 18° | 1 h 40 — |
| 30° | 1 h 35 — |
| 38° | 4 h. |
| 40° | ∞ |

C'est donc au voisinage de 30° que vient se placer la température optima, dont la valeur est d'ailleurs essentiellement variable avec l'espèce végétale

### c Action de diverses substances chimiques sur le verdissement

L'apparition de la chlorophylle est d'autre part sous la dépendance d'un certain nombre de substances dont la présence en quantité suffisante est nécessaire pour que le pigment se constitue On sait depuis longtemps que le **fer** est au nombre de ces corps, des plantes développées sur des solutions exemptes de toute combinaison ferreuse ou ferrique apparaissent comme chlorotiques et ce fait a contribué longtemps à faire croire que le fer entrait dans la constitution chimique de la chlorophylle

On observe pour la même raison des cas de chlorose sur des végétaux qui se développent sur des terrains trop riches en matières humiques, les substances organiques qui forment la matière noire de ces sols retiennent énergiquement le fer par le phénomène d'absorption et le soustraient ainsi aux plantes, les cas de chlorose de cette catégorie sont

ainsi frequents sur les arbres fruitiers tels que les Poiriers, vient-on à percer à la vrille un trou dans un rameau de tels arbres et à y introduire un cristal de sulfate ferreux, on ne tarde pas à voir les feuilles situees au dessus de ce trou verdir abondamment.

L'**oxygène** est également nécessaire, il suffit, pour le montrer, de placer des feuilles ou portions de feuilles étiolées à la surface d'eau contenue dans de petits cristallisoirs et de recouvrir certains de ces organes à l'aide du fond de cristallisoirs de plus faible diamètre que les précedents, dans ces conditions, la feuille absorbe vite l'oxygène qui est dissous dans l'eau et qui ne peut se renouveler que très lentement et on n'observe pas de verdissement, alors que les organes laisses en communication directe avec l'atmosphere ne tardent pas à former leur pigment vert (PALLADINE)

Les **sucres** interviennent aussi dans la production de la chlorophylle, si on répète l'expérience précedente en plaçant des feuilles étiolées, les unes à la surface d'eau pure, les autres à la surface de solutions glucosees, on constate que le verdissement a la lumière est beaucoup plus rapide et devient plus intense dans le second cas, on arrive au même resultat en faisant des cultures de plantes superieures en presence de solutions purement minérales ou de liquides contenant en outre divers sucres, tels que le glucose, le levulose, le saccharose, le maltose, le raffinose, la glycerine.

Cette action des sucres sur la formation de la chlorophylle n'apparaît pas d'ailleurs avec toutes les plantules, c'est ainsi que si on s'adresse à des

feuilles étiolees de Lupin, on observe qu'elles se comportent, comme nous venons de le dire, très différemment sur de l'eau pure ou sur une solution de glucose, mais dans l'experience repetée avec de jeunes feuilles étiolées de Blé on constate qu'il se produit un verdissemeut comparable dans les deux cas, cela tient à ce que les feuilles de Ble contiennent d'abondants composés sucrés qui font au contraire defaut dans les feuilles de Lupin, le Blé se suffit donc à lui-même en ce qui concerne la condition envisagée

La concentration des sucres employés en solution dans les expériences qui viennent d'être rapportees n'est pas indifférente, en ce qui concerne par exemple le saccharose le verdissement est surtout favorisé par des concentrations faibles ou moyennes, mais si la proportion de sucre atteint 35 % on constate que la chlorophylle ne se forme pas, même au bout de plusieurs jours, à la lumiere D'ailleurs il en va de même pour beaucoup d'autres substances, si on a reconnu en effet que l'absence des éléments minéraux necessaires au développement général des végétaux amène une diminution de la production de la chlorophylle, le même phénomène est egalement produit par un apport trop considérable de certaines de ces substances dont la mieux etudiée à cet égard est le chlorure de sodium, les plantes des régions salées sont relativement pauvres en chlorophylle, et il en va de même des végétaux qui se développent artificiellement sur des solutions nutritives trop concentrées.

d **Action des anesthésiques sur le verdissement**

Bien qu'il ne s'agisse plus de conditions réalisées normalement, signalons encore l'action des anesthésiques sur le verdissement, action inhibitrice qu'il convient de rapprocher de celle qu'exercent ces substances sur le fonctionnement même du pigment assimilateur

Si on place (Téodoresco et Coupin) des plantules étiolées de Blé dans des cloches de 10 litres, exposées à la lumière, et dans certaines desquelles on introduit une dose de chloroforme (0 $cm^3$ 8) ou d'éther (5 centimètres cubes) n'ayant pas d'action sur la vitalité des végétaux mis en expérience, on constate qu'au bout de 7 heures il n'y a pas verdissement appréciable en présence des anesthésiques alors que les plantes placées dans une atmosphère normale sont devenues franchement vertes, le sulfure de carbone présente une action analogue.

Ces expériences montrent d'ailleurs que les doses inhibitrices du verdissement sont variables avec les diverses espèces végétales et même avec les divers organes d'une même plante ; c'est ainsi que les feuilles d'une plantule de Blé verdissent uniquement à la base au bout de 24 heures lorsqu'elles sont placées dans une atmosphère contenant 3 centimètres cubes d'ether pour 10 litres, de même des plantules de Lupin blanc, placées pendant 24 heures dans une atmosphere contenant 5 centimètres cubes d'éther pour 10 litres présentent de la chlorophylle dans leurs cotylédons, alors qu'il ne s'en forme pas trace dans la tige ni dans les feuilles

*Protochlorophylle* — Il est à penser a priori que la chlorophylle ne se forme pas en un seul temps et on s'est demande aux depens de quelles substances préexistant dans les cellules elle est capable de se constituer Diverses recherches, en particulier celles de Monteverde et Lubimenko, ont mis en évidence, dans les organes capables de verdissement à la lumiere, une substance incolore, le *chlorophyllogène,* qui se comporte d'une manière très voisine de la chlorophylle en ce qui concerne le spectre d'absorption, si on cherche à l'isoler on obtient un produit derivé, la *protochlorophylle,* qui est comme la chlorophylle colorée en vert d'une manière intense et présente une fluorescence rouge, elle se forme a partir du chlorophyllogène sans que la lumière ait besoin d'intervenir On n'a pas pu opérer la transformation de la protochlorophylle en chlorophylle, mais il est à remarquer que cette substance existe normalement en grande quantité dans certains organes vegétaux, par exemple dans le tégument des graines de Cucurbitacées et particulièrement de *Luffa*

Sous l'influence de la lumiere, le chlorophyllogene se transforme en chlorophylle dans les cellules vivantes, mais ce processus peut aussi s'observer dans des tissus morts, à condition que les cellules aient ete tuees de telle sorte que le chromogène ne soit pas lui-même detruit (Liro), et, pour qu'une telle transformation s'opere, nous retrouvons la necessite de certaines conditions, presence d'oxygene, de sucre, temperature favorable

### 4 Destruction de la chlorophylle

Les divers agents qui interviennent dans la formation de la chlorophylle peuvent au contraire détruire ce pigment, c'est en particulier le cas de la lumière

Prenons une solution ethérée de chlorophylle additionnée de collodion, étendons-la sur une plaque de verre et exposons une partie de celle-ci à la lumière, l'autre partie restant à l'obscurité, on observe assez rapidement un affaiblissement de la teinte verte dans la région qui reçoit les rayons lumineux et la décoloration devient totale si l'expérience dure assez longtemps

Répétons la même experience en cherchant à faire la part qui revient aux diverses radiations dans le phénomène, il suffit pour cela de faire tomber sur la plaque de verre precédente un spectre solaire, on constate qu'au bout d'un temps suffisant certaines régions sont décolorées et il est facile de se rendre compte de l'identite des radiations agissantes avec celles que nous avons vues être absorbées par la chlorophylle On arrive encore à la même conclusion en exposant une plaque semblable à la lumière solaire directe, mais en recouvrant une partie de la surface par une feuille verte vivante, les parties protegees par la feuille gardent seules leur teinte primitive, parce qu'elles n'ont subi que l'action des radiations non absorbées par la chlorophylle de la feuille

Dans un travail récent Wurmser (1920) a cherché a preciser d'une manière numérique la relation qui

existe entre l'absorption des diverses radiatio lumineuses par la chlorophylle et leur action de tructive sur ce pigment L'étude générale des réa tions photochimiques a conduit à admettre pour l vitesse $v$ d'une transformation d'ordre $n$ de cett nature la valeur

$$v = \frac{\sigma}{K} c^n P_a$$

$P_a$ étant l'energie absorbee, K la constante d'ab sorption, $c$ la concentration de la substance photo sensible et $\sigma$ la susceptibilité photochimique de l reaction.

Pour déterminer $\sigma$ dans chaque région du spectr il suffit donc de déterminer la vitesse de destructio de la chlorophylle par un examen spectrophotomé trique, l'énergie absorbée à l'aide d'une pile ther moélectrique et la constante K d'absorption pou chaque région spectrale étudiee, les resultats obte nus par Wurmser pour la lumière rouge ($\lambda > 560$), la lumière verte ($\lambda = 580 - 460$) et la lumiere violette ($\lambda < 490$) sont les suivants (ils se rapportent à des concentrations identiques du pigment)

| | Rouge | Vert | Violet |
|---|---|---|---|
| $Pa$ | 50 | 2 | 29 |
| $v$ | 45 | 1,25 | 30 |
| K | 0,46 | 0,09 | 1,31 |
| $\sigma$ | 0,41 | 0,05 | 1,34 |

On voit donc que la susceptibilité photochimique varie, quel que soit $\lambda$, d'une manière très sensiblement proportionnelle à K.

Lorsqu'on considère une feuille normale exposée à la lumière on ne fait donc que constater la résultante de deux phénomènes antagonistes, production et destruction de la chlorophylle, et cette nouvelle notion nous permet de comprendre les résultats que nous a fournis l'expérience que nous avons décrite plus haut, relative à la formation comparée du pigment vert chez des végétaux étiolés et exposés aux radiations les moins réfrangibles ou les plus réfrangibles A une lumiere faible le verdissement est plus considérable sous la cloche à bichromate de potassium parce que c'est dans la lumière correspondante que l'action formatrice de la chlorophylle est la plus intense et elle se trouve l'emporter sur l'action destructrice, à une lumière forte il se detruit au contraire plus de chlorophylle sous la cloche à bichromate de potassium que sous la cloche à oxyde de cuivre ammoniacal, et le verdissement se trouve être le plus apparent dans cette dernière, bien qu'il y ait en réalité moins de chlorophylle produite que dans la première

La quantite de chlorophylle qui existe dans une cellule se trouvant être ainsi la résultante de deux phenomènes inverses, il peut arriver que cette quantite diminue lorsque les effets destructeurs l'emportent sur les actions présidant à la formation du pigment, c'est de la sorte qu'on doit s'expliquer la disparition de la chlorophylle à l'automne dans les feuilles vertes, le pigment est alors detruit par la lumiere alors que la température ne permet pas une formation compensant les pertes, on peut facilement observer à cette phase du développement des

plantes que les rameaux exposés au soleil ont un teinte jaune, alors que ceux qui sont à l'ombr gardent plus longtemps leur teinte verte (Batalin

Les produits qui résultent de la destruction de l chlorophylle dans la feuille ne restent d'ailleurs pa sur place et émigrent vers la tige, c'est ainsi qu s'expliquent pour Stahl les résultats qu'il a obtenu en sectionnant transversalement une partie d'un feuille à l'automne, la région de la feuille située a delà de la section garde sa teinte verte alors qu toutes les autres parties sont devenues jaunes, l rupture de continuité qui est intervenue empêche rait les produits de transformation de la chloro phylle de quitter la zone qui est située au delà mais d'autres actions peuvent intervenir et parm elles on peut penser que les sucres, dont l'émigra tion est empêchée dans la partie distale par le trau matisme pratiqué, permettent une formation plus considérable de la chlorophylle dans la région en visagée que dans les autres où s'effectue au con- traire un important départ des substances orga- niques

Avant de passer à l'étude des conditions qui pré- sident à l'assimilation du gaz carbonique il n'est pas inutile de démontrer que c'est bien aux chloro- phylles contenues dans les chloroleucites qu'est dû le phénomène en question On peut tout d'abord se rendre compte que les chloroleucites sont le siège du dégagement d'oxygène qui est caractéristique de la fonction d'assimilation, la méthode des bac- téries d'Engelmann permet d'en donner une démons- tration Il suffit de répéter les expériences que nous

avons rapportées antérieurement avec le *Bacterium termo* en s'adressant à des cellules vertes, telles que celles d'Algues vertes unicellulaires ou filamenteuses, chez lesquelles les chloroleucites offrent une disposition parietale, on constate que les bactéries se groupent, au debut de l'exposition à la lumière, contre les elements chlorophylliens en des plages correspondant exactement à l'emplacement des chloroleucites

D'autre part, si on opère avec des cellules étiolees, ne présentant comme pigments que des xanthophylles et des carotines, on ne peut observer aucun dégagement d'oxygène à la lumière, le phenomène, dont nous avons maintenant à étudier la dépendance vis a vis des diverses conditions, merite donc bien le qualificatif de chlorophyllien que nous lui avons donné

## C — FACTEURS EXTÉRIEURS INTERVENANT DANS L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE

### 1 Action de la lumière

Nous avons deja vu que la lumière est un des facteurs essentiels de la fonction chlorophyllienne, mais il nous faut preciser comment elle intervient, par son intensité d'une part, par la nature de ses diverses radiations élémentaires d'autre part.

### a Variations de l'assimilation chlorophyllienne avec l'éclairement

On a déterminé l'influence de l'éclairement sur la décomposition du gaz carbonique par la méthode des bulles gazeuses se détachant de plantes aquatiques ou par l'analyse d'une atmosphère confinée où se trouvent les organes verts en expérience

C'est de la première manière que Reinke a évalué l'intensité du phénomène chlorophyllien produit par un rameau d'*Elodea canadensis* plongé dans l'eau et éclairé par la lumière solaire, on faisait varier l'éclairement en éloignant plus ou moins la plante d'une lentille convergente fixée dans le volet d'une chambre noire, il était ainsi possible d'apprécier les éclairements variant de 1 (éclairement correspondant à la lumière solaire normale) à 8 et de 1 à $\frac{1}{16}$, le nombre de bulles dégagées dans le même temps est le suivant pour chaque éclairement

| Éclairement | $\frac{1}{16}$ | $\frac{1}{8}$ | $\frac{1}{4}$ | 1 | 2 | 4 | 8 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nombre de bulles | 4 | 10 | 21 | 39 | 40 | 30 | 30 |

Pour les faibles éclairements il y a sensiblement proportionnalité, à partir de l'éclairement 1 le nombre des bulles reste d'abord constant, puis diminue pour des éclairements plus considérables, nous aurons bientôt l'explication du plateau présenté par la courbe, quant à l'action des éclairements intenses elle peut s'expliquer par une destruction partielle de la chlorophylle

La seconde méthode a donné des résultats en tout comparables pour des plantes dont les echanges gazeux ont lieu dans de l'air chargé de gaz carbonique (TIMIRIAZEFF), si nous prenons comme unité l'éclairement correspondant à la lumière solaire directe, les quantités de gaz carbonique décomposé dans un temps donné, faibles pour l'éclairement le plus faible $\left(\frac{1}{36}\right)$, augmentent régulièrement jusqu'à un éclairement représenté par 0,6, à partir de cette dernière valeur le volume du gaz carbonique décomposé reste constant jusqu'à l'éclairement 1 Nous retrouvons donc le même plateau que précédemment pour la courbe d'assimilation

Dans les recherches auxquelles il vient d'être fait allusion, on a evalue un phénomène chlorophyllien se traduisant par un enrichissement effectif de l'atmosphère en oxygène, c'est a dire dont les échanges gazeux masquaient ceux qui sont relatifs à la respiration, il y a lieu de se demander quel est l'eclairement minimum qui correspond à un début de décomposition du gaz carbonique, simplement suffisant pour diminuer les échanges gazeux respiratoires

Pour y arriver, LUBIMENKO a éclairé des plantes à l'aide d'une lumière pénétrant, par un verre depoli formant fenêtre, dans une caisse à parois opaques; ce verre recevait la lumière d'un bec Auer placé dans la caisse, les quantités de lumière qui parvenaient à la plante étaient rendues variables par les changements de surface qu'on pouvait faire subir à la plaque de verre dépoli à l'aide d'un diaphragme

de forme carree Pour chaque éclairement on mesurait les echanges gazeux effectues par une feuille placée dans une eprouvette qui contenait de l'air chargé de gaz carbonique, une feuille semblable a la précédente, mais maintenue à l'obscurité, renseignait sur la valeur des echanges gazeux respiratoires, on trouve ainsi pour differentes surfaces du diaphragme, les intensites suivantes d'assimilation exprimées en centimetres cubes de gaz carbonique decompose par heure et gramme de substance fraîche

| Surface du diaphragme (cm²) | ASSIMILATION | |
|---|---|---|
| | Hêtre | Méleze |
| 100 | 0,115 | 0,159 |
| 81 | » | 0 |
| 49 | 0,093 | 0 |
| 25 | 0,089 | 0 |
| 9 | 0,066 | 0 |
| 4 | 0,051 | 0 |
| 2 | 0 | 0 |

On voit donc que les feuilles de Hêtre décomposent encore une quantite appreciable de gaz carbonique pour un éclairement tres faible, d'autres plantes au contraire, telle que le Mélèze, vivant dans les conditions normales a une lumiere relativement vive, cessent d'assimiler pour des eclairements environ 20 fois plus considerables que ceux qui permettent encore aux plantes d'ombre d'utiliser le gaz carbonique.

Dans les experiences précédentes les eclairements sont rapportés a une unité qui n'est pas determinee d'une façon precise et qu'on ne peut realiser à nou-

veau avec certitude, on a proposé, pour definir les éclairements auxquels se trouvent soumis les vegetaux dans les diverses conditions naturelles, une méthode consistant à déterminer l'intensite chimique de la lumière solaire reçue par les plantes, on peut admettre que cette mesure renseigne d'une maniere fort approchée sur les variations de la lumiere totale

On evalue tout d'abord le temps au bout duquel se trouve réalisée, sur un papier photographique donné, une teinte qu'on prendra comme étalon et qu'on appelle la *teinte normale;* deux éclairements E et E', realisant cette teinte au bout des temps $t$ et $t'$, sont inversement proportionnels à ces temps. Le papier employe est imbibé pendant quelques minutes d'une solution à 3 % de chlorure de sodium, séché à l'air et plonge pendant deux minutes dans une solution d'azotate d'argent à 12 %, puis seché a l'obscurité Quant a la teinte normale, c'est celle qui est produite par un mélange intime de 1 000 parties en poids d'oxyde de zinc pur et d'une partie de noir de fumee, incorpore dans une solution de gélatine qu'on etend et laisse secher sur un carton blanc

Wiesner a propose de prendre pour unite d'eclairement celui qui produit la teinte normale en une seconde, c'est a très peu près l'eclairement realisé à Vienne à midi dans les premiers jours de mai

Lorsqu'il s'agit simplement de comparer deux éclairements il est evidemment inutile d'avoir recours a la teinte normale, il suffit de determiner le

temps que les deux lumières mettent à produire une teinte identique sur le même papier photographique

### b Radiations intervenant dans le phénomène chlorophyllien

Les premières expériences relatives à la question de savoir si toutes les radiations, dont l'ensemble constitue la lumière solaire, agissent de la même manière dans la décomposition du gaz carbonique ou si, au contraire, le phénomène chlorophyllien est l'œuvre de radiations particulières ont été effectuées à l'aide de la methode des écrans colorés, déjà par son emploi Senebier avait été conduit à admettre que l'action des rayons violets est prépondérante et cela cadrait avec le fait qu'il s'agissait de radiations ayant une activité chimique reconnue

On sait en effet que les diverses radiations, caractérisées par des longueurs d'onde différentes, se comportent de manière assez variée vis à vis d'un phénomène déterminé, on peut évaluer par exemple soit la chaleur qu'elles sont capables de céder à un corps, soit l'énergie avec laquelle elles décomposent le nitrate d'argent, soit encore l'impression lumineuse qu'elles déterminent sur notre œil Si on trace un spectre solaire donne par un prisme et qu'on porte en ordonnées les intensités de ces trois phénomènes, on constate que la courbe correspondant aux manifestations calorifiques s'étend sur toute la longueur du spectre, mais présente les valeurs les plus considérables et un maximum très net dans l'infrarouge, Langley a d'autre part fixé ce maximum

pour un spectre normal de diffraction entre les raies B et C et on a reconnu plus récemment que son emplacement n'est d'ailleurs pas constant au cours d'une journée et qu'il peut se déplacer du rouge au jaune verdâtre Les seules radiations visibles s'étagent entre les raies A et H, avec un maximum très appréciable pour les rayons jaunes, il s'agit ici d'un phénomène entierement subjectif Enfin le nitrate d'argent n'est décomposé que par les radiations comprises entre la raie D et l'extrême limite de l'ultra-violet, avec un maximum situé dans le violet

Donc Sénebier avait eté conduit à penser que le phénomene chimique de l'assimilation est surtout produit par les radiations qui agissent dans la réduction des sels d'argent A ces conclusions vinrent s'opposer celles de toute une série de physiologistes plus récents, les expériences de Daubeny (1836), de Draper (1846) amenèrent à regarder les rayons jaunes comme les plus efficaces, Sachs (1864), puis Pfeffer arrivèrent a la même conclusion. Tous ces auteurs ont opéré comme Sénebier avec la méthode des écrans colorés; rappelons simplement à ce sujet les expériences de Sachs qui plaçait des organes identiques sous des cloches à double paroi contenant, l'une une solution de bichromate de potassium, l'autre une solution d'oxyde de cuivre ammoniacal, on constatait que sous la première il était décomposé presque autant de gaz carbonique qu'à la lumière totale; sous la seconde cloche la décomposition était au contraire insignifiante C'est par la méthode de numeration des bulles qu'était évaluée

l'intensite de l'assimilation et nous avons deja
observer que cette methode prête a diverses
tiques.

De son côté, PFEFFER localise le maximum d'as
milation dans le jaune, entre les raies C et D, e
se constitue à sa suite une école allemande (REIN
KOHL) qui admet qu'il n'existe aucun rapport dir
entre la nature des radiations absorbees par
chlorophylle et l'intensité de l'assimilation,
plus qu'entre la force vive présentée par les div
rayons et leur efficacité dans le phenomene co
sidéré

REINKE eclairait des tiges d'*Elodea canaden*

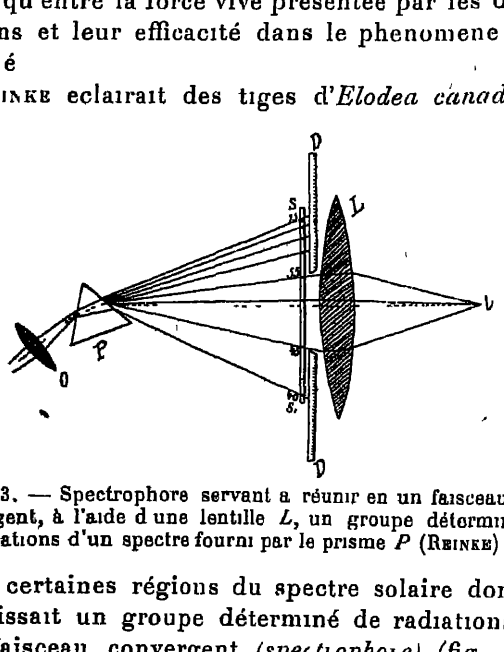



Fig 33. — Spectrophore servant a réunir en un faisceau co
vergent, à l'aide d une lentille *L*, un groupe déterminé
radiations d'un spectre fourni par le prisme *P* (REINKE)

avec certaines régions du spectre solaire dont
réunissait un groupe déterminé de radiations e
un faisceau convergent *(spectrophore)* (fig 33)
l'auteur arrive bien a conclure que la decomposi

tion maxima du gaz carbonique a lieu entre les raies B et C, dans la partie rouge du spectre, c'est a dire qu'elle coincide exactement avec le premier maximum d'absorption dans le spectre de la chlorophylle (fig 34), mais il montre qu'on n'observe

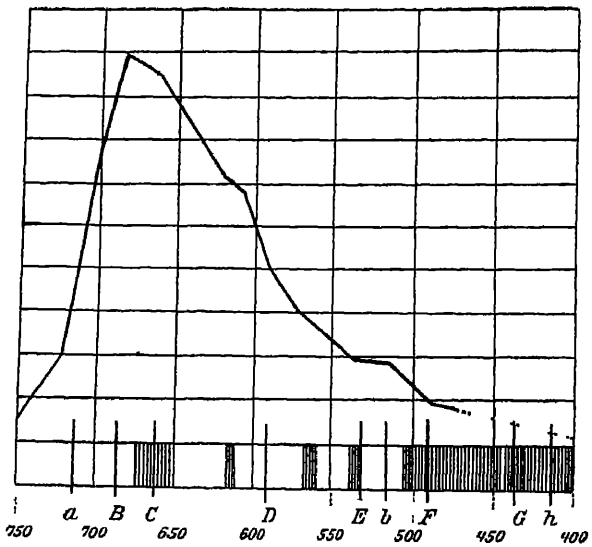



Fig 34 — Courbe de l'assimilation chlorophyllienne en fonction des longueurs d'onde des diverses radiations (REINKE)

rien de semblable dans la partie la plus réfrangible du spectre On a fait observer que l'appareil dont s'est servi REINKE est constitué par un très grand nombre de verres que doit traverser la lumiere solaire avant d'arriver a la plante et qu'il a dû

résulter de ce fait une atténuation considérable des rayons les plus réfrangibles

Kohl reprend la méthode de Reinke, toujours appliquée à l'*Elodea*, en apportant des perfectionnements à la méthode de la numération des bulles c'est ainsi qu'il ne se contente pas d'en évaluer le nombre, mais qu'il procède en outre à la mesure de leur volume au microscope Les expériences lui donnèrent, comme moyenne de 24 mesures, les chiffres suivants pour diverses lumières

| Lumières | Nombres de bulles |
|---|---|
| Blanche | 74 |
| Rouge ( -620 μμ) | 32 |
| Jaune (590-570) | 9 |
| Verte (565-510) | 14 |
| Bleue (490-430) | 18 |
| Violette (430-395) | 17 |

Nous observons donc encore un maximum de dégagement d'oxygène dans la lumière rouge c'est ensuite dans le bleu et le violet que le phénomène est le plus intense, mais nous constatons encore d'autre part une assimilation très notable dans le vert, alors qu'à cette région ne correspond aucune absorption par la chlorophylle

Il est cependant assez difficile à priori de ne pas admettre que seuls les rayons absorbés par la chlorophylle sont capables de provoquer une transformation chimique et d'autre part le travail effectué doit être fonction de la force vive perdue lors de cette absorption Becquerel est le premier à avoir entrevu la possibilité de l'existence d'une relation entre le dégagement d'oxygène et l'absorption de

la lumière par une solution de chlorophylle, les travaux de TIMIRIAZEFF, RICHTER, KNIEP et MINDER conduisent nettement à cette manière de concevoir l'intervention de la lumière dans le phénomène chlorophyllien.

TIMIRIAZEFF revient à la méthode consistant à mesurer l'assimilation du gaz carbonique par des feuilles placées dans les différentes régions d'un spectre solaire. Des feuilles étroites de Bambou sont introduites dans de petites éprouvettes contenant de l'air charge d'environ 5 % de gaz carbonique et placées dans les différentes régions d'un

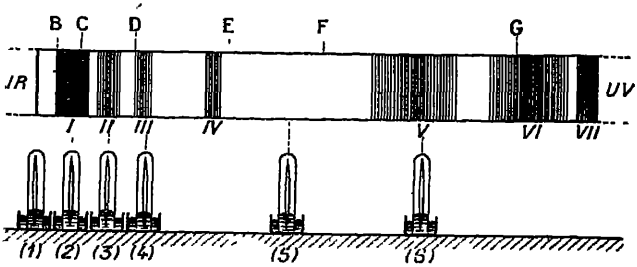



Fig. 35 — Dispositif employé par TIMIRIAZEFF pour mesurer l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne dans les diverses régions du spectre solaire.

spectre fourni par un prisme. Sous l'éprouvette (1) [fig. 35] placée entre les raies B et C de FRAUENHOFER on n'observe que le phénomène respiratoire (dégagement de gaz carbonique), l'atmosphère de l'éprouvette (2) située entre les bandes B et C du rouge s'enrichit au contraire en oxygène ; c'est le même phénomène qu'on observe, quoique à un degré

moindre, dans une eprouvette (3) située dans l'orangé, il y a encore moins de gaz carbonique absorbé dans l'eprouvette (4) placée dans le jaune et la décomposition est très faible à l'intérieur de celle qui est placée dans le vert (5) [fig 36], c'est

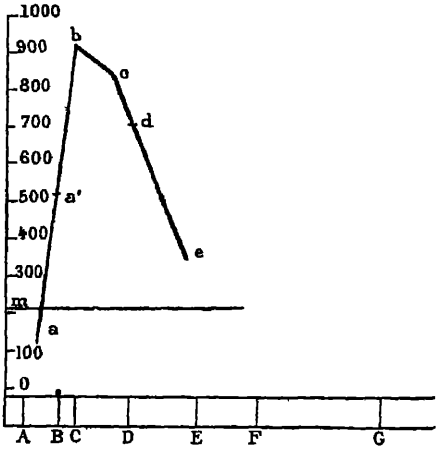



Fig 36 — Décomposition du gaz carbonique dans les différentes régions de la moitié la moins refrangible du spectre (d'après TIMIRIAZEFF)

donc dans la region qui correspond aux bandes d'absorption I et II de la chlorophylle que la decomposition se montre le plus active

Quant aux eprouvettes situees dans la moitie la plus refrangible du spectre elles ne mettent pas en évidence le phénomenè chlorophyllien et cependant on est en présence de radiations efficaces, car si on place des eprouvettes semblables dans la

lumière obtenue en recomposant la lumière jaune résultant de la moitié la moins réfrangible du spectre et dans la lumière bleue qui correspond à l'ensemble des radiations de la moitié la plus réfrangible du spectre, on constate des intensités d'assimilation qui se trouvent être à peu près dans le rapport de 1 à 0,54

Il ressort de cette expérience que les radiations qui se montrent le plus efficaces dans la décomposition du gaz carbonique sont précisément celles qui sont absorbées par la chlorophylle, la chose est surtout très nette pour les radiations de la région comprise entre les raies B et C, et cela doit vraisemblablement tenir à ce que ce sont celles qui correspondent à la bande la plus large et la plus compacte du spectre d'absorption de la chlorophylle Si les éprouvettes placées dans la partie du spectre s'étendant du bleu au violet ne mettent pas isolement en évidence d'assimilation notable, cela doit tenir à ce que les bandes d'absorption sont dans cette région très fines et séparées les unes des autres, il y a lieu d'autre part de tenir compte du fait que l'intensité respiratoire est plus grande dans cette région du spectre que dans l'autre, que la dispersion des radiations par le prisme varie beaucoup plus rapidement que les longueurs d'onde, et enfin que l'absorption par le verre du prisme est plus considérable pour les radiations les plus réfrangibles que pour les autres Nous verrons comment ENGELMANN a tenu compte de ces deux derniers inconvénients en substituant au spectre fourni par un prisme un spectre de réseau.

Plus tard, Timiriazeff (1893) a essayé d'établir une corrélation entre l'assimilation du gaz carbonique et la distribution d'energie dans les diverses parties du spectre, il se servit du spectrophore de Reinke et obtint 100 pour les radiations moyennes de la partie rouge et 14 pour le bleu, nombres qui sont proportionnels à la distribution d'énergie dans le spectre, à condition de regarder la bande F — H comme trois fois plus étendue que la bande B — C, et d'admettre que l'intensité est égale et uniforme dans chacune de ces bandes

Cette tentative d'établissement de la loi photochimique suivant laquelle l'action chimique des diverses radiations dépend de leur énergie a été reprise par Richter, puis par Kniep et Minder.

Richter revient dans ses recherches à l'emploi des écrans colorés, mais en prenant une précaution qu'avaient négligée tous ceux qui avaient utilisé cette maniere d'obtenir des lumières partielles, tout ce qu'on avait établi à l'egard de ces écrans consistait dans la détermination de la nature des radiations que les solutions ou les verres colorés laissaient passer on se bornait à un examen spectroscopique, mais ce qu'on ignorait absolument dans toutes les recherches anterieures, c'est la maniere dont l'intensité des radiations qui traversent un écran détermine peut se trouver affaiblie

Supposons par exemple que derrière une solution jaune (bichromate de potassium) on obtienne une assimilation cinq fois plus forte que derrière une solution bleue (oxyde de cuivre ammoniacal); que peut-on conclure de ce fait? Peut-on dire que les

rayons solaires jaunes ont une action quintuple de celle des rayons bleus sur la décomposition du gaz carbonique? Evidemment non, il faudrait, pour que cette conclusion fût exacte, qu'on eût l'assurance que les rayons jaunes et bleus subissent dans leur passage à travers les deux écrans la même diminution relative Il est donc de toute nécessité d'établir pour chaque écran l'affaiblissement d'intensite des diverses radiations qu'ils laissent passer, c'est ce qu'a démontré RICHTER, à l'aide du spectrophotometre pour les deux liquides dont il vient d'être question et pour un troisième constitué par une solution de permanganate de potassium, qui laisse passer les deux parties terminales du spectre L'absence de telles déterminations explique à elle seule les résultats divergents obtenus par les différents auteurs.

Après avoir traversé les divers écrans, les radiations arrivent à la feuille verte et peuvent, à nouveau, ou bien être absorbees totalement ou partiellement par la chlorophylle ou bien passer sans subir de modification quantitative, dans ce dernier cas, nous les considererons avec RICHTER comme sans action sur le végétal, reste à connaître la valeur de l'absorption des diverses radiations par la chlorophylle et à constater s'il existe un rapport entre celle-ci et l'intensité de l'assimilation du gaz carbonique

Pour evaluer l'absorption par le pigment chlorophyllien RICHTER a mesuré l'affaiblissement des differentes radiations produites par une solution de chlorophylle des feuilles de Bambou utilisées dans

ces experiences, il fallait que cette solution fût aussi comparable que possible a celle qui existe dans les organes dont on déterminait l'assimilation, l'auteur evaluait à cette fin le volume d'une feuille, en extrayait la chlorophylle par l'alcool et pouvait ainsi réaliser, pour une épaisseur déterminee de la couche interposee, une concentration dont le pouvoir absorbant vis à vis de la lumière, fût le même que celui de la feuille expérimentée.

Connaissant, par les travaux de LANGLEY, la distribution précise de l'energie dans les diverses régions du spectre solaire (elle est représentée par la courbe supérieure de la figure 37), l'affaiblissement des diverses radiations traversant l'écran de chlorophylle et enfin la diminution d'intensité de ces radiations dans leur passage à travers chacun des trois ecrans colorés, on peut calculer les valeurs relatives de la force vive retenue, au delà du milieu coloré, par la feuille soumise à l'expérience, ces valeurs se trouvent être les suivantes :

| Ecrans | Eau | Bichromate de potassium | Oxyde de cuivre ammoniacal | Permanganate de potassium |
|---|---|---|---|---|
| | — | — | — | — |
| | 1.000 | 491 | 177 | 233 |
| ou | | 100 | 36 | 47,5 |

Il reste à les comparer aux intensités d'assimilation, établies par l'analyse endiométrique d'une atmosphère chargée de gaz carbonique, en tenant compte des echanges gazeux respiratoires, on obtient ainsi les nombres ci-dessous .

| Écrans | Eau | Bichromate de potassium | Oxyde de cuivre ammoniacal | Permanganate de potassium |
|---|---|---|---|---|
| | — | — | — | — |
| | 1 000 | 494 | 168 | 249 |
| ou | | 100 | 34,1 | 48 |

La concordance entre les deux données est des plus frappantes et Richter est amené à conclure que le travail produit par un rayon dans une cellule verte est proportionnel à l'énergie absorbée par cette cellule et indépendant de la longueur d'onde du rayon

Kniep et Minder (1909) ont enfin substitué à la méthode indirecte de détermination de l'absorption lumineuse par les écrans colorés, une méthode directe, elle consiste dans l'emploi d'une pile thermo-électrique recevant les radiations dont on veut connaître l'énergie, cette pile est reliée à un galvanomètre très sensible et la face qui reçoit la lumière est recouverte de noir de fumee, on supprime les radiations calorifiques en faisant traverser à la lumière une cuve d'eau à faces parallèles, on détermine au préalable à l'aide d'une source lumineuse définie, placée à une distance connue de la pile thermo-électrique, le rapport existant entre la déviation du galvanomètre et le nombre de calories absorbees par la pile

Il est relativement facile, avec cet appareil, pour lequel on n'a à prendre que certaines précautions tenant à son extrême sensibilité, d'analyser les modifications que la lumière subit dans son passage à travers des écrans colores, ceux qu'ont employés les auteurs consistent en des verres rouge et bleu

de 2 mm 5 d'epaisseur et en une solution verte constituee par un melange de chromate de potassium et d oxyde de cuivre ammoniacal dispose dans une cuve à faces paralleles, sous une épaisseur de 1 centimetre

On determine tout d'abord le coefficient de transparence $T_1$ pour une lame de 1 millimètre d'épaisseur, c'est a dire le rapport de l'énergie qui passe a l'énergie incidente, ce coefficient pour un verre de 2 mm 5 d'épaisseur devient $T = T_1^{2,5}$ et les valeurs de T sont les suivantes pour les deux sortes de verre

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Verre rouge | λ | 644 | 578 | 546 | 509 |
| | T | 0,846 | 0,00056 | 0,000057 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Verre bleu | λ | 546 | 509 | 480 | 436 | 405 | 384 | 361 | 340 | 332 |
| | T | 0 | 0,0109 | 0,177 | 0,485 | 0,395 | 0,267 | 0,078 | 0,01 | 0 |

Le graphique de la figure 37 traduit ces résultats et permet de comparer l'énergie passant à travers les deux écrans à celle de la lumière solaire normale, donnée par la courbe de LANGLEY (courbe supérieure) On voit que l'énergie de la lumière rouge est beaucoup plus considerable que celle de la lumiere bleue, mais subit une chute très rapide après avoir atteint son maximum

Reste à évaluer l'assimilation provoquée par les deux sortes de lumière; les auteurs se sont adressés à la méthode de numération des bulles gazeuses, en prenant certaines précautions, consistant en particulier à ne pas employer une eau sursaturée de gaz et à éviter des changements de temperature, on s'assurait que les tiges qui dégageaient des bulles

à la lumière cessaient immédiatement ce dégagement une fois transportées à l'obscurité.

Un même rameau d'*Elodea* a dégagé dans le même temps des nombres de bulles sensiblement egaux pour la lumière rouge et la lumière bleue ; quant a la lumière verte elle ne provoque aucun

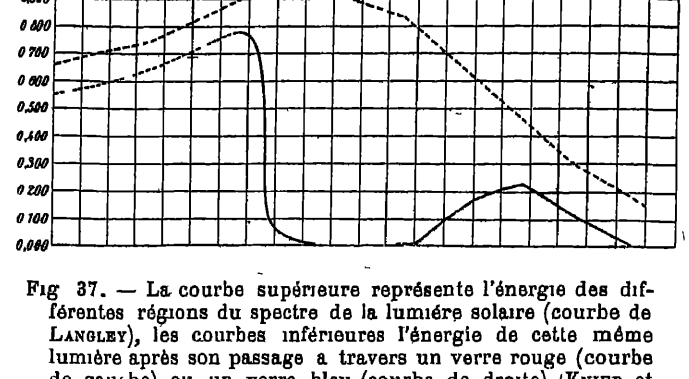



Fig 37. — La courbe supérieure représente l'énergie des différentes régions du spectre de la lumière solaire (courbe de Langley), les courbes inférieures l'énergie de cette même lumière après son passage a travers un verre rouge (courbe de gauche) ou un verre bleu (courbe de droite) (Kniep et Minder)

dégagement gazeux, contrairement aux conclusions de Kohl Nous arrivons donc par ces recherches à la confirmation des vues de Timiriazeff et de Richter, suivant lesquelles l'assimilation ne dépend que de l'énergie des radiations absorbées

Si nous avions suivi l'ordre chronologique des travaux relatifs à la question qui nous occupe, nous aurions déjà dû envisager ceux d'Engelmann (1882) ; nous les considérerons à part en raison du carac-

tère très particulier de la méthode employée
principe en a été signalé à propos de la mise
évidence du dégagement d'oxygène par les plant
vertes à l'aide de bactéries aérobies telles que
*Bacterium termo*, qui manifestent, par leur mob
lité et leur accumulation en certaines regions,
production d'oxygene et le lieu de cette productio

Pour étudier l'action des diverses radiations s
l'assimilation du gaz carbonique on place dans
l'eau comprise entre une lame et une lamelle
filament d'Algue verte et des *Bacterium termo*;
empêche l'accès de l'oxygène de l'air en lutant l
bords de la lamelle à l'aide de paraffine et on aba
donne tout d'abord à l'obscurité, il se produit u
absorption de l'oxygène dissous dans l'eau et l
mouvements de la bactérie cessent bientôt C
éclaire alors la préparation à l'aide d'un micro
pectre fourni par un reseau se trouvant entre
miroir et la platine, microspectre qu'on pe
observer en entier dans le champ du microscope
les mouvements du *Bacterium termo* ne tardent p
à se produire à nouveau et les bactéries vienne
s'accumuler contre le filament chlorophyllien, ma
d'une manière tres inégale, suivant les diverse
régions du spectre, si le filament de l'Algue e
perpendiculaire aux bandes du spectre, on pe
apprécier, au bout d'un certain temps d'expositio
à la lumiere, le contour de deux zones occupée
symétriquement par rapport à l'Algue par les bac
téries et on conçoit que la largeur de ces zone
donne une idee de l'intensité avec laquelle s'effectu
le degagement d'oxygene dans chaque région

Or on constate (fig 38) que le maximum de largeur est situe dans la zone correspondant à la region B — C d'absorption de la chlorophylle, les bactéries sont de moins en moins nombreuses a partir de cette region jusqu'à l'emplacement de la

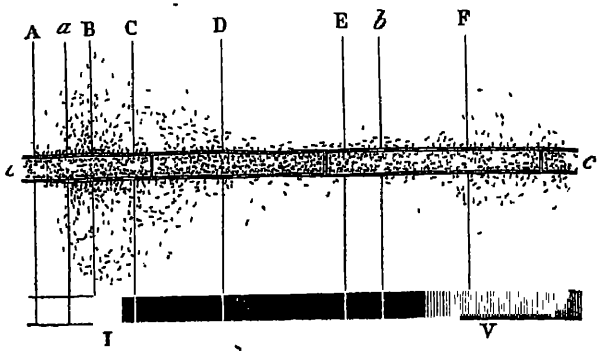



Fig 38 — Filament d'Algue verte éclairé par un microspectre et contre lequel viennent se grouper inegalement des *Bacterium termo* (ENGELMANN)

raie E (vert), pour laquelle on n'observe plus de *B termo*, dans la region bleue on remarque un nouveau maximum et un troisieme dans le violet, il y a donc bien dégagement d'oxygène dans la moitié la plus refrangible du spectre, les surfaces occupées par les bacteries sont à peu près égales pour les deux moitiés du spectre

On peut aussi opérer en faisant agir successivement les diverses régions du spectre sur le filament d'Algue, il suffit alors de disposer ce dernier parallèlement aux bandes du spectre

Nous arrivons donc aux mêmes conclusions

qu'avec les experiences relatées plus haut et qu sont d'ailleurs posterieures aux recherches d'Engelmann, mais de nouvelles recherches n'étaient pa inutiles, car la méthode d'Engelmann a prêté diverses critiques, elle est capricieuse et d'u emploi assez delicat, et il n'est pas évident qu'o puisse considérer les intensités d'assimilatio comme proportionnelles aux surfaces occupée par les éléments bacteriens Du moins dans leur grands traits les résultats qu'a fournis ce procéd biologique viennent confirmer les conclusions qu résultent des expériences de Timiriazeff, Richter Kniep et Minder et que nous pouvons résumer d'un mot . *l'intensité de l'assimilation chlorophyllienn dépend de l'énergie des radiations lumineuse absorbées*

Si cette conclusion est bien fondee, elle doi recevoir une confirmation tres simple du fait que la lumière qui a traversé une solution de chlorophylle ne doit plus être capable de provoquer la décomposition du gaz carbonique par une feuille vivante, or c'est bien ainsi que les choses se passent, comme l'a montre Timiriazeff.

Il se produit quelque chose d'analogue pour la lumière qui a traversé une feuille vivante, cette lumière s'atténue et le fait est surtout appréciable pour les radiations retenues par la chlorophylle, mais la feuille ne peut être assimilée complètement à une solution de pigment, car celui-ci n'y est pas réparti d'une manière homogene, mais se trouve localise dans les chloroleucites Aussi, si on compare, comme l'a fait Griffon, l'assimilation d'un

organe végétal vert situé dans une éprouvette plate qui contient de l'air chargé de gaz carbonique, dont toutes les faces sauf une sont enduites d'un vernis noir opaque et dont la face libre est recouverte par une feuille verte, avec l'assimilation de ce même organe lorsque la face libre ne présente aucun écran, on constate qu'à la lumière solaire directe il y a toujours dégagement d'oxygène derrière la feuille verte, même lorsque celle-ci est épaisse (Lierre, Laurier Cerise), mais, suivant les espèces, l'intensité de l'assimilation est de 7 à 20 fois plus faible qu'à la lumière directe Derrière deux feuilles superposées il existe encore ordinairement une faible assimilation, mais c'est la respiration qui donne alors son sens au phenomène résultant

Il faut d'ailleurs, dans ces expériences, faire la part qui revient dans l'atténuation de la lumière, aux membranes cellulaires et au protoplasme ; or des feuilles décolorées par l'alcool n'abaissent l'assimilation que dans un rapport variant de $\frac{2}{3}$ à $\frac{2}{5}$, c'est donc bien surtout l'absorption par la chlorophylle qui intervient et on comprend l'intérêt que présente ce fait dans les conditions naturelles, dans les sous-bois la lumière qui arrive au niveau du sol est non seulement atténuee dans son intensité, mais surtout elle se trouve très appauvrie en radiations efficaces vis à vis de l'assimilation du gaz carbonique, la végétation chétive qu'on observe dans ces conditions s'explique ainsi facilement.

### 2 Action de la température sur l'assimilatio chlorophyllienne

Si la lumière est le facteur déterminant du phe nomene chlorophyllien il en existe d'autres qu influent sur l'intensité de l'assimilation du ga carbonique, celle-ci est fonction de diverses con ditions, les unes extérieures, les autres dépendan des caracteres internes du vegétal considere.

La température a une influence marquée sur l fonction chlorophyllienne, comme nous lui e avons reconnu une sur le verdissement La tempé rature minima a laquelle peut s'effectuer la decom position du gaz carbonique est tres variable suivan les espèces vegetales, de nombreuses expérience ont montre qu'elle peut être assez basse, pour de plantes tropicales, l'assimilation cesse vers + 5° C mais pour des plantes de nos regions, elle peut en core se manifester à des températures très faibles Jumelle a montré qu'il est possible de la mettre en évidence à — 35° C chez le *Picea excelsa*, de — 30 a — 40° chez le *Juniperus*, de — 25° à — 37° chez divers Lichens (*Cladonia rangiferina, Evernia prunastri*); a ces temperatures les échanges gazeux respiratoires ont par contre cessé

Si on fait croître régulièrement la température à partir de son minimum, on constate que la quantité de gaz carbonique décomposé par unite de temps augmente progressivement jusqu'à une température optima, dont la valeur est fonction de la nature spécifique de la plante Pour des températures plus élevees, l'assimilation diminue brusquement

jusqu'a celle qui détermine la mort des cellules, la courbe donnée par M Matthæi (fig 39, courbe I), obtenue en portant en abscisses les températures et en ordonnees les quantités de gaz carbonique

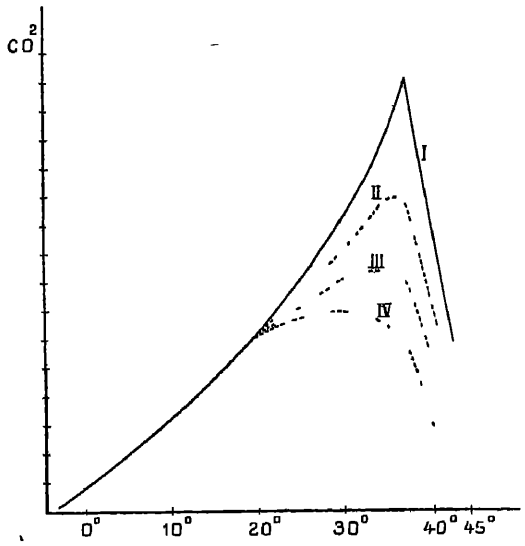



Fig 39 — Courbes représentant l'influence de la température sur l'assimilation chlorophyllienne

décomposé par unité de surface foliaire, montre bien l'allure du phenomene Les feuilles en expérience étaient tout d'abord abandonnees pendant une heure et demie à la temperature dont on voulait déterminer l'action, puis soumises à une lumière artificielle constante pendant une heure On voit que l'assimilation commençait à se manifester vers

— 5°, pour augmenter rapidement avec la temp
rature, atteindre un maximum vers 37°5, diminu
ensuite brusquement et cesser vers 45° Nous no
trouvons en présence d'une courbe dont la for
est très générale pour toutes celles qui exprime
l'action de la plupart des facteurs sur les divers
fonctions végétales, la température présente
trois points cardinaux correspondant à une vale
minima, une valeur optima et une valeur maxin

Mais la courbe qui vient d'être obtenue n'e
valable que dans les conditions de l'expérienc
c'est à dire lorsque la feuille est exposee aux diff
rentes températures pendant le temps relativeme
court (1 heure) que dure l'exposition à la lumièi
Si on maintient l'organe à une température sup
rieure à 23° pendant un temps plus long on consta
que l'assimilation subit un abaissement progressi
si la duree d'exposition à la lumière est prolong
les courbes successives traduisant l'intensité d'ass
milation deviennent successivement II, III, IV
(fig 39), auxquelles correspondent des temperatur
optima allant en decroissant, ce sera par exemp
31° qui sera cette température pour la courbe IV
alors que c'était 37°5 pour la courbe initiale I.

La courbe donnant les intensités du phénomèr
chlorophyllien en fonction de la température n'a pa
une allure simple, elle présente en particulier u
point de rebroussement correspondant à la tempé
rature optima, et on a été amené à en rechercher l
signification exacte Kanitz (1905) a fait remarque
que la première partie de la courbe, correspondan
aux températures comprises entre — 5° et 37°5, es

tout à fait comparable à la courbe de VAN'T HOFF exprimant la relation qui existe entre l'intensité d'une réaction chimique et la température; dans le cas particulier qui nous occupe le coefficient de température se trouve égal a 2,06 pour 10°, mais la courbe de VAN'T HOFF ne présente pas d'optimum Pour BLACKMANN il se superposerait à l'action de la température telle que nous venons de l'envisager un autre mode d'intervention, antagoniste du précédent, la température présenterait une action paralysante vis à vis des chloroplastes, action qui irait en croissant avec la température, la courbe que nous avons figurée correspondrait au phénomene résultant, dans la première partie c'est la courbe de VAN'T HOFF qui lui donnerait son allure, à partir de 37°5 c'est au contraire l'action paralysante qui prédominerait sur l'accélération du processus chimique Nous ne savons d'ailleurs rien touchant la nature des troubles que produirait ainsi la température sur les leucites cholorophylliens

### 3 Action du courant électrique sur l'assimilation chlorophyllienne

Nous nous contenterons de signaler à ce sujet les experiences de POLLACCI et celles de THOUVENIN, d'où il résulte que les courants électriques, employés à des intensités convenables, sont capables de déterminer une augmentation de l'assimilation chlorophyllienne THOUVENIN a mesuré cette dernière par la méthode des bulles gazeuses, POLLACCI d'une manière indirecte, consistant à évaluer la quantité

d'amidon qui se forme dans les feuilles en expé rience, cela explique vraisemblablement le fait qu Pollacci a pu conclure à une assimilation de ga carbonique provoquee à l'obscurité par le couran électrique, il est à penser que, si l'amidon a aug menté dans ces conditions, cela doit tenir, non pa à ce qu'il s'en est formé aux depens du gaz carbo nique, mais à partir d'autres substances contenue dans les cellules

### 4 Influence de la pression du gaz carbonique

Dans les conditions normales la plante a toujour à sa disposition des quantités constantes de gaz carbonique, mais à une pression très faible, dans les expériences en atmosphère confinée on est oblige d'augmenter la proportion du gaz carbonique de manière à rendre l'assimilation facilement appréciable, des recherches préliminaires ont montré que la pression du gaz carbonique ainsi mélangé à l'air normal retentit sur l'assimilation

Les recherches de de Saussure, Boussingault, Godlewski ont établi que, pour des doses de gaz carbonique variant entre 0 et environ 10 %, l'assimilation est sensiblement proportionnelle à ces doses, l'intensité d'assimilation atteint un maximum vers 10 % de gaz carbonique, puis elle diminue rapidement, devient très faible pour 50 % et nulle pour des proportions encore plus élevées, dans cette seconde partie de la courbe on se trouve encore très vraisemblablement en presence d'une action paralysante du gaz carbonique et d'autre

part la diminution correspondante d'oxygène peut intervenir pour une certaine part

### 5 Action de divers facteurs combinés sur l'assimilation chlorophyllienne

D'après ce qui précède, l'assimilation maxima du gaz carbonique sera réalisée pour un végétal vert lorsque l'intensité lumineuse, la température et la pression du gaz carbonique seront elles-mêmes optima, mais dans les conditions naturelles les plantes n'ont à chaque instant à leur disposition que du gaz carbonique à la pression de $2 \times 10^{-4}$ atmosphères, cette quantité est insuffisante pour permettre à la plante d'exercer tout le pouvoir d'assimilation que les autres conditions lui permettraient d'acquérir, la plante se trouve comparable à une machine d'une certaine puissance qui serait incapable de manifester celle-ci par suite d'une insuffisance de combustible Ceci nous permet de comprendre que la courbe d'assimilation en fonction de l'intensité lumineuse présente un palier à partir d'une certaine valeur de cette intensité, la courbe I (fig 40) qui correspond au cas où le gaz carbonique serait fourni en quantité suffisante et alors remplacée par la courbe II, qui a été obtenue par la méthode de numération des bulles dégagées par des plantes aquatiques, c'est à dire dans des conditions où la pression du gaz carbonique se trouve assez faible.

On obtiendrait un résultat tout à fait comparable si, mettant à la disposition de la plante une quan-

tité suffisante de gaz carbonique, on opérait à une température assez basse, là encore il ne servirait a rien d'augmenter l'intensite lumineuse au delà d'une certaine valeur, à laquelle correspondrait

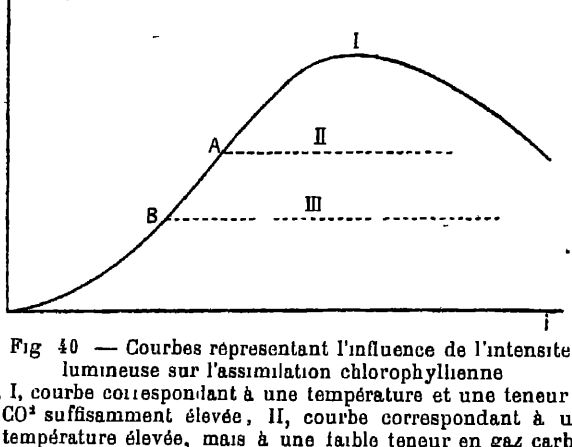



Fig 40 — Courbes représentant l'influence de l'intensite lumineuse sur l'assimilation chlorophyllienne

H, I, courbe correspondant à une température et une teneur en $CO^2$ suffisamment élevée, II, courbe correspondant à une température élevée, mais à une faible teneur en gaz carbonique, III, courbe correspondant à une teneur élevee en gaz carbonique, mais à une température basse

l'assimilation la plus considérable que peut permettre la température de l'expérience (courbe III) Nous sommes en présence de *facteurs limitants* (Blackmann et Matthæi)

### 6 Action de la pression de l'air sur l'assimilation chlorophyllienne

On a d'autre part recherché quelle est l'influence de la pression de l'air sur l'intensité du phénomène

chlorophyllien, les resultats obtenus à cet égard pai Friedel pour les feuilles de *Ruscus aculeatus* sont traduits par la courbe de la figure 41 où on a porté en abscisses les pressions et en ordonnées les valeurs du rapport $\frac{B}{A}$ des intensités mesurées,

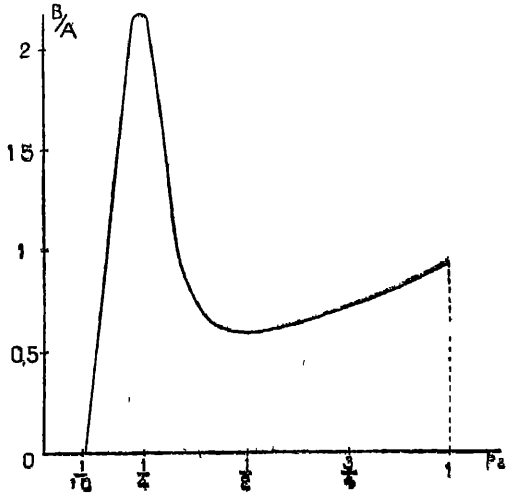



Fig 41. — Courbe représentant l'influence des faibles pressions sur l'assimilation chlorophyllienne des feuilles du *Ruscus aculeatus*

l'une A à la pression atmosphérique, l'autre B aux diverses pressions plus faibles que 1 atmosphère, dans les deux cas il s'agit d'air ayant la même composition centésimale et contenant 10 % de gaz carbonique, on voit qu'à partir de 1 atmosphère le rapport $\frac{B}{A}$ diminue tout d'abord, puis augmente

pour passer par un maximum correspondant à peu près à une pression de $\frac{1}{4}$ atmosphère, et diminue enfin rapidement pour devenir très petit quand la pression atteint $\frac{1}{10}$ atmosphère

Cette courbe compliquée s'explique par la combinaison des résultats entraînés par l'existence de deux facteurs différents, la pression totale de l'atmosphère et la pression propre du gaz carbonique Il est facile d'étudier l'influence de la première action d'une manière isolée, il suffit de mesurer l'intensité de l'assimilation à différentes pressions totales en ayant soin de laisser constante la pression du gaz carbonique, si à une atmosphère la proportion de gaz carbonique est $p$ % on introduira dans l'air une dose de ce gaz représentée par $np$ % lorsqu'on voudra amener cet air à présenter une pression totale de $\frac{1}{p}$ atmosphère, on obtient alors une courbe très simple, montrant que l'assimilation varie d'une manière inverse de la pression totale C'est la combinaison de cette courbe avec celle qu'on obtient relativement à l'action de la pression propre du gaz carbonique qui donne celle de la figure 41

### 7 Action de la teneur en sels du milieu extérieur

La question se pose, surtout pour les plantes aquatiques, d'une relation possible entre la concentration du milieu en substances minérales

dissoutes et l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne, d'une manière générale on observe un affaiblissement de cette dernière lorsque la concentration du milieu s'éloigne de celle qui est normalement réalisée La chose est presque evidente a priori lorsqu'il s'agit de concentrations amenant la plasmolyse cellulaire, mais elle est également réalisée pour des solutions salines (nitrate de potassium, chlorure de sodium, chlorure de potassium) hypotoniques ou isotoniques du suc cellulaire, c'est ainsi que l'azotate de potassium agit jusqu'à la dilution de 1 p 1 000 sur le dégagement des bulles d'oxygène par l'*Elodea canadensis*

Il intervient vraisemblablement ici des actions chimiques variées dont le mécanisme nous échappe, mais aussi, si l'action envisagee est durable, des modifications dans la structure des plantes, modifications qui retentissent sur l'intensité du phénomène chlorophyllien, c'est à cet ordre de faits que se rapporte l'intensité d'assimilation relativement faible présentée par les plantes terrestres dont les racines se developpent à l'intérieur de sols riches en substances salines *(halophytes)*, nous en trouverons bientôt l'explication

### 8 Action des anesthésiques et des poisons

Nous nous sommes déjà servi de l'action inhibitrice qu'exercent les anesthésiques (éther, chloroforme, sulfure de carbone, acide acétique. ) sur l'assimilation du gaz carbonique pour effectuer la

mesure de celle-ci en tenant compte des échanges gazeux respiratoires. Le fait, mis en evidence par Claude Bernard, a été vérifié par de nombreux auteurs, mais on n'a pu établir avec certitude le fait avancé par certains consistant en une stimulation de l'assimilation par des doses très faibles d'anesthésiques

Quant à l'action de nombreuses substances minerales et organiques connues par leur nature toxique vis à vis des végétaux, nous n'y insisterons pas, ces corps interviennent pour affaiblir la fonction chlorophyllienne comme toutes les autres et il est à penser qu'ils agissent ici indirectement, il n'y a aucune conclusion à tirer des faits observes dans cet ordre d'idées, sinon une conclusion pratique. Nous avons dit que, dans les expériences d'assimilation effectuées avec des feuilles placées dans une atmosphère confinée, il était recommandé d'introduire un peu d'eau au dessus du mercure, cette précaution est nécessitee par le fait que les vapeurs de mercure ont une action déprimante très nette sur l'assimilation du gaz carbonique

Pas plus que pour les anesthésiques on n'a pu établir avec certitude pour les poisons d'action stimulante correspondant à des doses minimes

### 9. Action lointaine des conditions extérieures

Dans tout ce qui précède nous avons envisagé l'action immédiate des facteurs exterieurs, tels que la lumière, la température. .; ceux-ci peuvent intervenir d'une autre manière, si nous considé-

rons par exemple la lumière, nous venons de constater que l'assimilation d'un organe chlorophyllien est sous la dépendance de l'intensité lumineuse à laquelle il est soumis pendant l'expérience, mais, pour une lumière déterminée agissant immédiatement, l'intensité de l'assimilation se trouve également être fonction des conditions d'eclairement qui ont présidé au developpement de l'organe envisagé, la chose est trop évidente lorsqu'il s'agit d'une plante étiolée dont l'assimilation se trouve réduite à zéro, elle est également vraie pour des organes morphologiquement comparables d'une même espèce, mais qui ont effectué leur croissance dans des conditions variees d'éclairement; c'est ainsi que dans une feuille développée à l'ombre, la chlorophylle est moins abondante, le tissu palissadique moins différencié que dans une feuille qui a effectué sa croissance au soleil, la lumière agit alors sur l'assimilation chlorophyllienne par la structure qu'elle détermine et, à surface égale, nous constaterons que, pour des conditions identiques d'éclairement réalisées pendant l'expérience d'assimilation, une feuille développée au soleil degagera plus d'oxygène pendant le même temps qu'une feuille de la même espèce développée à l'ombre

Nous sommes ainsi amené à considérer un nouveau groupe de facteurs, qu'on peut appeler facteurs internes et qui dépendent de la plante elle-même, ils sont d'une part caractéristiques de l'espèce végétale envisagée, mais dépendent quantitativement, comme nous venons de le dire, de l'ensemble des

facteurs extérieurs qui ont preside au développement de l'individu considéré.

## D — FACTEURS INTERNES AGISSANT SUR L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE

Ils peuvent se grouper sous deux rubriques essentielles dispositions histologiques (transparence des tissus, stomates) et conditions chimiques (quantite de chlorophylle, acides organiques . )

### 1 Transparence des tissus

Il est bien évident que l'assimilation est favorisée par une pénétration relativement facile de la lumière dans les tissus chlorophylliens, à cet égard les tissus végetaux se montrent plus transparents qu'on ne serait tenté de le penser à priori, c'est ainsi qu'on observe de la chlorophylle dans des tissus profonds des tiges, alors même que celles-ci ont constitué dans leur zone exterieure une couche plus ou moins épaisse de liège, suivant la transparence des tissus il peut apparaître du pigment vert jusque dans la partie centrale des tiges, dans leur moëlle, dans la région périmédullaire, dans les rayons médullaires ; lorsque le liège est suffisamment épais, il ne se forme plus de chlorophylle que dans le parenchyme immédiatement sous-jacent, et il ne s'en constitue naturellement plus quand la zone externe est tout a fait opaque

L'étude spectroscopique des tissus extérieurs des

tiges de différentes espèces végétales a montré à Mlle Goldfuss que le liège laisse en effet passer la lumière chaque fois qu'il se produit de la chlorophylle dans le parenchyme sous-jacent, mais cette lumière est modifiée dans sa nature, ce sont surtout les radiations rouges, orangées et jaunes qui traversent les cellules subérisées

La chlorophylle profonde des tiges est d'ailleurs capable de produire une assimilation notable, l'emportant le plus fréquemment d'une manière très nette sur la respiration, ce fait n'est pas négligeable pour les arbres à feuilles caduques, qui continuent à décomposer du gaz carbonique par la chlorophylle de leurs branches pendant la saison froide, d'autant que le phénomène chlorophyllien, nous l'avons vu, peut subsister à des températures très basses,

On a cherché d'autre part a expliquer par diverses dispositions histologiques le fait que certaines espèces végétales ont besoin de moins de lumière que les autres pour effectuer la décomposition du gaz carbonique. Les plantes adaptées à une lumière très faible présentent souvent de la chlorophylle dans leurs cellules épidermiques, alors que celles-ci sont incolores chez les plantes vivant à une lumière intense De plus, on observe fréquemment qu'à l'ombre les cellules épidermiques ont une surface extérieure très convexe, permettant une concentration de la lumière sur les chloroleucites placés vers la face interne Lubimenko a enfin fait remarquer que les grains de chlorophylle sont plus gros et plus riches en pigment dans les plantes d'ombre

que dans celles qui se développent en pleine lumière, ce fait expliquerait pourquoi les plantes d'ombre exigent une intensité lumineuse minima sensiblement plus faible que les autres végétaux.

Mais, parmi les nombreuses dispositions anatomiques qui interviennent dans l'intensité du phénomène chlorophyllien, la mieux étudiée est certainement celle qui se rapporte aux stomates.

### 2 Rôle des stomates dans l'assimilation chlorophyllienne

Aux échanges gazeux qui s'effectuent entre les cellules végétales et l'atmosphère, correspondent deux mécanismes différents S'il s'agit d'une cellule isolée, c'est le phénomène de l'osmose qui préside à ces échanges gazeux, mais pour des organes complexes, tels qu'une feuille, les échanges osmotiques se produisent entre les diverses cellules et l'atmosphère interne contenue dans les espaces intercellulaires (méats et lacunes), et il s'établit secondairement des échanges entre cette atmosphère interne et l'air extérieur, soit encore par osmose, soit surtout d'une manière directe, par l'intermédiaire de petits pores présentés par l'épiderme et qui se trouvent ménagés entre les cellules stomatiques

Suivant le développement plus ou moins considérable des stomates, les échanges avec l'air sont plus ou moins rapides et par suite l'arrivée du gaz carbonique au niveau des cellules chlorophylliennes plus ou moins abondante. Il est facile de montrer

l'intervention des stomates dans l'intensité de l'assimilation, prenons, avec MANGIN, deux feuilles de *Bupleurum fruticosum*, qui présentent des stomates uniquement repartis à la face inferieure, et enduisons la face supérieure de l'une et la face inférieure de l'autre d'une légère couche de gélatine glycérinée, celle-ci permettra encore les echanges gazeux s'effectuant par osmose, mais supprimera ceux qui ont lieu par simple filtration à travers les orifices stomatiques, si on vient à mesurer l'assimilation de ces deux feuilles, on constate que la première dégage 7 $cm^3$ 3 d'oxygène alors que l'autre ne produit que 4 $cm^3$ 9 de ce gaz ; avec les feuilles de Troëne les intensites d'assimilation sont, dans les mêmes conditions, dans le rapport de 3,2 à 1

STAHL a donné également une démonstration du rôle important joué par les stomates dans le phénomène chlorophyllien en enduisant une partie de la face inférieure d'une feuille, préalablement maintenue à l'obscurité, avec un mélange de cire et de beurre de cacao, lorsque la feuille était exposée à la lumiere un temps suffisant, on pouvait constater qu'il s'etait produit de l'amidon dans toute son étendue, sauf dans la region où les stomates avaient eté obturés, or nous verrons que l'amidon resulte de la fonction chlorophyllienne et que sa présence dans les feuilles vertes peut servir à révéler l'existence et à apprecier l'intensité de l'assimilation du gaz carbonique

D'ailleurs BLACKMANN a étudié directement le rôle des stomates dans la fonction chlorophyllienne en évaluant les echanges gazeux qui se produisent au

niveau des deux faces d'une même feuille L'auteur s'est servi à cet effet de petites chambres en verre (fig 42), formées par exemple par un court cylindre fermé à l'une de ses bases par une lame de verre, a la paroi latérale aboutissent deux tubes, T et $T_1$, en des points diametralement opposés, ils permettent d'établir une circulation de l'air à l'intérieur de la chambre, la feuille F est prise entre deux de ces appareils qui se correspondent exactement et permettent de recueillir les gaz dégagés par chacune des faces foliaires L'air circulant est chargé au debut d'une quantité connue (environ 1 %) de gaz carbonique et on peut apprecier la quantite de ce gaz qui disparaît au niveau de la face inférieure et de la face superieure On obtient de la sorte les nombres relatifs qui suivent et qu'on peut comparer au rapport existant entre les nombres de stomates qu'on observe sur les deux faces de la feuille

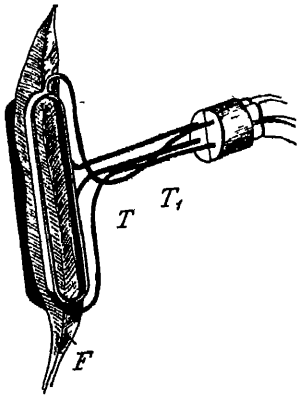



Fig 42 — Chambres s'appliquant exactement sur les deux faces d'une feuille et servant a évaluer les échanges gazeux (Blackmann)

| | GAZ CARBONIQUE ABSORBÉ | | RAPPORT | |
|---|---|---|---|---|
| | Face supérieure | Face inférieure | d'assimilation | du nombre des stomates |
| Vigne Vierge | 0 | 0,14 | 0 | 0 |
| Capucine | 0,07 | 0,10 | 0,7 | 0,5 |
| *Alisma* | 0,15 | 0,11 | 1,36 | 1,35 |

L'assimilation varie donc très sensiblement dans le même rapport que le nombre des stomates Or, on sait que les feuilles développées à la lumière présentent plus de stomates que celles qui ont effectué leur croissance à l'ombre, c'est une nouvelle raison pour que les premières assimilent davantage On conçoit d'autre part que la puissance d'assimilation puisse être limitée par la vitesse que permettent les stomates pour les échanges gazeux.

Ce rôle important des stomates permet d'expliquer les variations que subit l'assimilation sous l'intervention de conditions variées On a montré par exemple que les feuilles qui commencent à se faner assimilent très peu, or les orifices stomatiques se trouvent alors fermés, dans les cas exceptionnels où ils restent ouverts, d'autres causes intervenant, la décomposition du gaz carbonique reste normale malgré la faible teneur en eau de la plante, c'est en particulier ce qui se produit pour le *Rumex aquaticus*

De même, si on vient à arroser des plantes avec une solution saline assez concentrée (de chlorure de sodium par exemple), on détermine un abaisse-

ment considérable de l'assimilation, or ici encore les stomates se ferment

Nous nous contentons, en ce qui concerne les phénomènes d'ouverture et de fermeture des stomates, de les signaler, nous réservant de revenir ailleurs sur le mécanisme de ces mouvements, comme nous reviendrons d'une manière plus précise sur la manière dont s'effectuent les échanges gazeux dans le corps des végétaux.

### 3 Relation entre la quantité de chlorophylle et l'intensité de l'assimilation

Parmi les conditions qui se rapportent à la composition chimique des cellules vertes, il en est une qui consiste dans la quantité de chlorophylle qui se trouve exister dans ces cellules et dont on peut prévoir l'influence sur l'intensite de l'assimilation. Lubimenko a étudié cette question en admettant que deux solutions alcooliques de chlorophylle contiennent la même quantité de pigment quand, sous une même épaisseur, elles donnent naissance à des bandes d'absorption de même largeur Cela étant, considérons les feuilles de deux végétaux A et B, réalisons une solution de chlorophylle avec un gramme de feuilles fraîches de A, examinons-la au spectroscope et évaluons la largeur de la bande principale d'absorption lorsque l'épaisseur de la solution est de 5 millimètres par exemple, une solution de la feuille B, faite dans les mêmes conditions, avec un égal volume de solvant et examinee sous la même épaisseur que la precedente produira par exemple une bande moins large, elle est donc

moins riche en chlorophylle que la première, et on peut imaginer aisément comment on peut réaliser une absorption égale à celle de A en augmentant l'epaisseur de la solution interposée, il est bien évident que la largeur de la bande d'absorption étant ainsi rendue egale, les deux solutions se trouvent avoir des richesses en chlorophylle inversement proportionnelles aux epaisseurs sous lesquelles elles sont employees

On est ainsi en mesure de comparer la quantité de chlorophylle contenue dans différentes feuilles et leur pouvoir d'assimilation. S'il s'agit de feuilles d'une même plante, considérées à divers états de développement, on observe que l'assimilation croît dans le même sens que la teneur en chlorophylle, sans qu'il y ait d'ailleurs proportionnalité entre les deux faits, l'assimilation n'augmentant pas aussi rapidement que la quantité de chlorophylle.

Si on vient a comparer des feuilles d'especes différentes il n'existe plus du tout de rapport entre les deux sortes de renseignements, c'est ainsi qu'une feuille de Hêtre contenant 100 de chlorophylle decompose 5 86 de gaz carbonique, alors qu'une feuille de Tilleul ne possédant que 82,4 de chlorophylle réduit 12,8 de gaz carbonique Si la quantité de chlorophylle intervient, elle n'intervient pas seule et toute une série d'autres caractères physiologiques de la plante entrent en jeu, sans que nous soyons renseignés sur leur nature

Engelmann avait déjà constaté que le *Scenedesmus caudatus* qui présente une teinte verte très pâle assimile beaucoup plus que certaines Palmel-

lacées possedant une couleur verte très accentuée.

On a cherche d'une maniere analogue a établir une relation entre le nombre des chloroleucites contenus dans un tissu vert et la faculté d'assimilation que celui-ci possède, alors que les intensités de décomposition du gaz carbonique sont représentées par 57, par 95 et par 100 pour les feuilles de Haricot, de Ricin et de Soleil, les feuilles contiennent respectivement par millimetre carre 283 000, 403 00 et 495 000 chloroleucites, ces derniers nombres sont dans le même rapport que 57,81 et 100, les deux séries de résultats varient donc dans le même sens et d'une manière sensiblement proportionnelle

### 4 Influence des acides organiques sur l'assimilation chlorophyllienne

Toute une série de conditions chimiques, réalisées dans les cellules chlorophylliennes, peuvent d'autre part avoir une influence sur le phénomene d'assimilation, sans intéresser directement la chlorophylle, c'est ce qui a lieu en particulier chez les plantes grasses où la valeur du quotient d'assimilation, tel que nous l'avons defini, c'est à dire etabli par la mesure des echanges gazeux resultants et respiratoires, se trouve profondément altere Le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$ que nous avons dit être tres généralement voisin de l'unité, présente chez les végétaux en question des valeurs de l'ordre de celles qui suivent

| | |
|---|---|
| *Sedum carneum* | 1,43 |
| *Crassula arborescens* | 2,80 |
| *Opuntia* | 4,68 |

Ces nombres très anormaux tiennent à ce que les échanges gazeux qui s'effectuent à la lumière sont ici la résultante de deux phénomènes très distincts, l'assimilation chlorophyllienne et la décomposition des acides organiques (acide malique et autres) existant en grande quantité dans les catégories de plantes envisagées (Cactées, Crassulacées, Aloës, Euphorbes grasses . )

Nous verrons ailleurs, à propos de l'étude de la fonction respiratoire, que ces acides se constituent à l'obscurité par l'oxydation des sucres, et qu'il en résulte un abaissement notable pour le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O^2}$ pendant la nuit; à la lumière au contraire ces acides se détruisent et donnent naissance à un rejet d'oxygène, c'est cet oxygène supplémentaire qui se trouve figurer dans l'évaluation du quotient d'assimilation

Ces faits permettent de comprendre l'existence d'un phénomène présenté dans certaines conditions par les plantes grasses, si la température est élevée et la lumière d'intensité moyenne, on peut observer un enrichissement simultané de l'atmosphère en gaz carbonique provenant d'une respiration intense et en oxygène provenant de la décomposition des acides ; cela arrive en particulier lorsque les cellules vertes sont peu abondantes et ne constituent qu'une très faible portion périphérique de l'organe charnu

### 5 Les pigments anthocyaniques et l'assimilation chlorophyllienne

Il existe fréquemment chez les plantes vertes des pigments différents de la xanthophylle et de la carotine, se rapportant à un groupe assez homogène au point de vue chimique et désignés sous le nom générique d'*Anthocyanes*, ils sont, en ce qui concerne leur formation, sous la dépendance de la lumière et on s'est demandé s'ils n'auraient pas un rôle direct ou indirect dans le phénomène d'assimilation

Ce sont des anthocyanes qui colorent certaines feuilles à l'automne, comme c'est le cas pour la Vigne Vierge, d'autres fois ces pigments apparaissent dans les feuilles jeunes, chez le Rosier par exemple, pour disparaître ensuite, les variétés dites *pourpres* doivent aussi la coloration particulière de leur feuillage à des pigments de cette nature (Hêtre, *Coleus*, Betterave, *Prunus Pissardi*. ), les tubercules de Betteraves rouges, la zone périphérique des Radis rouges présentent également des substances de cette nature, il en est encore de même pour de nombreux fruits (Cerises, Raisin . ) et enfin pour toutes les fleurs dont les pétales sont colorés en rouge, bleu ou violet, nous avons vu que les fruits et les fleurs présentant une teinte jaune ou orangée sont colorés par des pigments carotinoïdes. La matière colorante des fleurs rouges avait tout d'abord reçu le nom d'*érythrophylle*, mais ce terme doit se confondre actuellement avec celui d'anthocyane, il s'agit toujours d'un même

groupe de substances dissoutes dans le suc cellulaire, mais qui presentent une teinte rouge lorsque ce suc est acide, violette s'il est neutre, bleue s'il est alcalin

On extrait assez aisément ces pigments par l'alcool et l'acide acétique, ils se précipitent par l'acetate de plomb et peuvent être régénérés à partir de la combinaison plombique, ils cristallisent facilement, il suffit de placer entre lame et lamelle un petale de *Pelargonium zonale*, de le mettre en contact avec une solution à 10 °/₀ d'acide acétique et de laisser le liquide s'évaporer lentement, la préparation étant placee sous cloche, pour obtenir des cristaux d'un beau rouge carmin, ayant la forme d'aiguilles souvent groupées en spherites, en présence d'ammoniaque ou de potasse très étendue ces cristaux se dissolvent en se colorant en bleu violacé, si les alcalis sont utilisés à une concentration assez élevée ils donnent naissance à une teinte verte

D'ailleurs dans certains cas on observe de l'anthocyane à l'état solide dans les cellules végétales, sans qu'il soit nécessaire de faire subir à celles-ci aucun traitement, il s'agit vraisemblablement d'une précipitation du pigment résultant d'une trop grande concentration, on observe alors des corps amorphes ou même des cristaux (fig 43) (Chou rouge, *Begonia manicata*, *Dianthus caryophylleus*) - Nous verrons plus loin quelle est la nature chimique des pigments anthocyaniques et ce qu'on sait de leur mode de formation, mais la question qui nous interesse plus particulierement à cette

place est de savoir si les pigments que nous avons en vue ont un rôle dans le phénomene chlorophyllien

Les anthocyanes absorbent les rayons jaunes et une partie du vert, si bien que leur spectre d'ab-

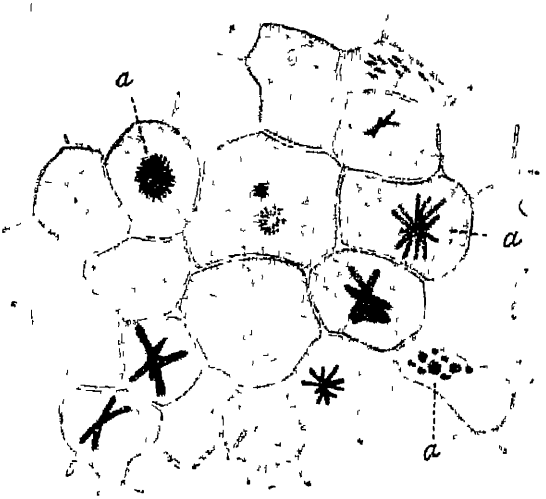



Fig 43 — Cristaux d'anthocyane a l'intérieur de cellules parenchymateuses sous-épidermiques du Chou rouge

sorption est grossièrement complémentaire de celui de la chlorophylle, leur présence ne doit donc pas à priori avoir d'influence sur l'assimilation chlorophyllienne. D'autre part elles n'interviennent pas directement dans la décomposition du gaz carbonique, il suffit pour établir ce point, de s'adresser à des organes dans lesquels le pigment

rouge ne coexiste pas avec la chlorophylle, comme c'est le cas ordinaire pour les pétales ou les tubercules, on n'observe aucune decomposition du gaz carbonique à la lumière.

Quant aux feuilles presentant à la fois les deux pigments, elles peuvent se comporter de deux manières différentes en ce qui concerne l'assimilation comparée à celle que presentent les feuilles de la même espèce dépourvues d'anthocyane Si on opère par exemple avec les deux sortes de feuilles de Hêtre (variété verte et variété pourpre) on constate que l'assimilation a la même intensite dans les deux cas, ce type de feuilles rouges présente la même structure, la même épaisseur et le même nombre de chloroleucites, de plus le pigment rouge est uniquement localise dans l'épiderme

Dans d'autres cas (*Coleus, Prunus Pissardi*, Betterave) l'assimilation est plus faible (la moitié ou les $^3/_4$) que pour les feuilles vertes correspondantes, mais il est facile d'observer que cette difference correspond à une épaisseur moindre de la feuille et à une quantité moindre de chloroleucites ou de chlorophylle, chez ces variétés l'anthocyane se trouve répartie dans toute l'epaisseur de l'organe (Griffon)

Puisque nous considérons les relations existant entre la fonction chlorophyllienne et la coloration les feuilles, ajoutons un mot relativement aux feuilles panachées Que la panachure soit d'origine infectieuse ou non, elle consiste en la formation de régions dépourvues de chlorophylle et inaptes par conséquent à la décomposition du gaz carbonique,

ces plages, qui peuvent être assez étendues pour intéresser des feuilles entières, sont tantôt blanches (Fusain, Buis .) et ne présentent alors aucun pigment, tantôt d'un jaune doré plus ou moins vif dû à la présence de la xanthophylle (Sureau, *Acer Negundo* )

Il ne faut pas confondre d'ailleurs le phénomène véritable de la panachure avec celui de l'*argyrescence* qui aboutit à un aspect analogue, mais correspond simplement à un décollement plus ou moins étendu de l'épiderme, c'est ce qu'on observe chez le *Lamium maculatum*, le *Begonia Rex* .., l'air interposé entre l'épiderme et le tissu sous-jacent donne une teinte blanche aux régions ainsi modifiées ; mais l'assimilation reste absolument normale, le tissu chlorophyllien ne subissant aucune transformation

### 6 Pigments des Algues

Les Cryptogames vasculaires, les Muscinées et les Algues vertes présentent un pigment chlorophyllien ayant les mêmes propriétés fondamentales que celui que nous avons considéré pour les Phanérogames et auquel ne s'adjoignent que les substances colorées que nous avons envisagées. Mais on sait que certaines Algues présentent des colorations différentes des autres végétaux chlorophylliens, colorations qui ont servi de base à l'établissement des grands groupes de l'embranchement considéré ; en outre des Algues vertes on distingue en effet les Algues bleues (Cyanophycées), les Algues brunes (Diatomées, Péridiniacées, Phéophycées) et les

Algues rouges (Erythrophycées ou Floridees) Ces plantes présentent encore de la chlorophylle proprement dite, ainsi que des pigments xanthophylliens et carotinoïdes, mais il s'adjoint à ceux-ci des substances colorées speciales à chaque groupe et qui donnent à ces plantes leur teinte caractéristique, considerons successivement à ce point de vue les différentes categories d'Algues

### Cyanophycées

Les Algues bleues présentent dans leurs cellules de la chlorophylle, une substance jaune la *phycoxanthine* et une substance soluble dans l'eau et d'une couleur bleue, la *phycocyanine* Ces plantes ont été regardées comme différant de toutes les autres plantes en ce que la chlorophylle ne s'y trouve pas localisee sur des chloroleucites individualisés, mais est répartie uniformément dans le protoplasme, certains auteurs ont cherché à faire rentrer à cet égard le cas des Cyanophycées dans le cas général, en considérant que la partie péripherique du protoplasme de leurs cellules est assimilable a un chloroleucite

La chlorophylle des Cyanophycees n'a pas éte etudiée d'une maniere spéciale, la phycoxanthine paraît être de son côté un melange de carotine et de xanthophylle

Alors que la chlorophylle et la phycoxanthine sont solubles dans l'alcool, la phycocyanine est insoluble dans ce reactif, pour obtenir le pigment on peut introduire des Oscillaires dans de l'eau distillée, les y tuer par une goutte de sulfure de

carbone, au bout de vingt quatre heures le pigment bleu diffuse dans l'eau et on a une solution indigo bleu de phycocyanine presentant une belle fluorescence rouge carmin, si on ajoute au liquide une solution concentree de sulfate d'ammoniaque, on observe la production de cristaux de phycocyanine d'un bleu foncé

Il s'agit d'une substance albuminoide, soluble dans l'eau, la glycérine, les alcalis étendus, insoluble au contraire dans l'alcool, l'éther, la benzine, les acides etendus Il existe plusieurs variétés de ce pigment, se distinguant par la teinte de leurs solutions aqueuses, celle de leur fluorescence et par leur spectre d'absorption Molisch distingue

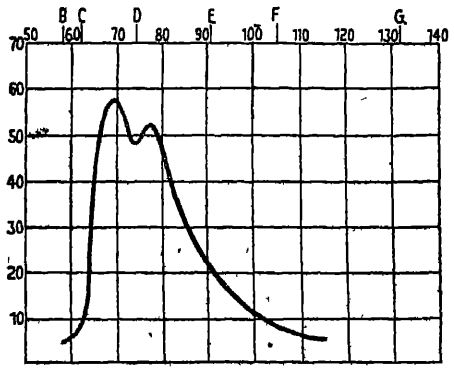



Fig 44. — Courbe représentant l'absorption de la lumière par une solution de phycocyanine (Kylin)

ainsi les phycocyanines bleues et violettes correspondant, les premieres à des espèces d'un vert franc, les secondes à des plantes dont la couleur

tire sur le vert olive ou le brun Les phycocyanines ne sont d'ailleurs pas absolument propres au groupe des Cyanophycees et Kylin en a signalé l'existence chez plusieurs Floridées (*Ceramium rubrum, Chondrus crispus, Lemanea, Porphyra*)

Toutes les phycocyanines présentent dans leur spectre d'absorption une bande principale située entre les raies C et D (fig 44), son axe correspondrait à $\lambda = 620\ \mu\mu$, l'absorption est encore importante au niveau de la raie D et devient très faible à partir de la raie E

## Diatomées

Ces Algues unicellulaires, à membrane cellulosique imprégnee de silice, sont colorees en brun et le fait tient a ce que leurs chloroleucites contiennent, en outre d'une chlorophylle, un pigment spécial qu'on a d'abord désigné sous le nom de *diatomine* et qui paraît bien être identique à la phycoxanthine

L'extrait alcoolique total des Diatomées présente un maximum d'absorption principal dans le rouge, entre B et C, et un maximum secondaire en deçà de la raie E, ce dernier est peut-être en relation avec la présence de la phycoxanthine

Les Péridiniens possèdent également un pigment brun qu'on a d'abord assimilé à la diatomine, mais qui paraît en différer par certaines propriétés, il s'agirait encore d'une substance du groupe de la phycoxanthine

### Phéophycées

Ces Algues brunes présentent dans leurs chloroleucites de la chlorophylle α, mais la chlorophylle β des végétaux supérieurs fait défaut, par contre on y a signalé une troisième chlorophylle, la chlorophylle γ, qui appartient en propre à ce groupe de végétaux, cette chlorophylle γ n'est autre que la substance qu'on avait désignée antérieurement sous le nom de *chlorofucine*.

Quant aux pigments surnuméraires, leur histoire est assez confuse et les opinions à leur égard assez contradictoires On a décrit des substances affines à la phycoxanthine et correspondant au moins à trois constituants, une carotine, une xanthophylle (fucoxanthophylle) et une *fucoxanthine*, jaune en solution étendue et d'un rouge brun à l'intérieur des chloroleucites, c'est à cette dernière matiere que les Phéophycees devraient leur coloration brune caractéristique On aurait donc encore pour les Algues brunes de la chlorophylle a laquelle se trouveraient surajoutés des pigments spéciaux

Molisch a substitué à cette notion d'un pigment chlorophyllien simplement masqué par des substances surajoutées, celle d'un unique pigment assimilateur brun, la *phéophylle*, qui ne serait qu'une variété de chlorophylle, si, lorsqu'on tue les Algues brunes, par la chaleur par exemple, celles-ci acquièrent une coloration verte, cela tient, d'après Molisch, à ce que la phéophylle se transforme en chlorophylle et d'autres substances, les vues de Molisch n'ont pas été acceptees et on admet géne-

ralement actuellement qu'on est en présence d'une juxtaposition de deux sortes de pigments, si les Algues brunes verdissent sous l'action de la chaleur ou de l'alcool, cela tiendrait à la séparation des deux sortes de substances.

Le maximum d'absorption de la lumière est situé pour les Algues brunes entre les raies D et E

### Floridées

Dans ce dernier groupe d'Algues nous rencontrons encore dans les chloroleucites de la chlorophylle, des substances carotinoïdes et xantophhylliennes et enfin un pigment rouge, la *phycoérythrine* qu'il est facile d'extraire, il suffit de placer des Algues rouges marines dans de l'eau douce pour voir la substance colorante diffuser en dehors des cellules, en même temps que la plante prend une couleur verte, si on traite au contraire les Algues rouges par l'éther, on extrait la chlorophylle et la phycoérythrine reste dans les chloroleucites

Pour obtenir une solution pure de phycoérythrine les Algues lavées sont placees dans de l'eau distillée et tuées par une petite quantité de sulfure de carbone, la solution aqueuse est reprise apres filtration par l'alcool qui précipite le pigment en une masse amorphe, reprise à nouveau par l'eau, par l'alcool, puis a nouveau par l'eau, celle-ci fournit une solution qui est d'un beau rouge carmin en lumière transmise, et donne naissance à une forte fluorescence orangée en lumière réfléchie, par evaporation une goutte de cette solution donne naissance à des cristaux

On peut du reste déterminer la cristallisation de la phycoérythrine à l'intérieur des cellules elles-mêmes, on y arrive aisément en traitant des portions de thalle par une solution de chlorure de sodium a 10 %, le pigment se dissout dans les cellules, y forme des masses arrondies, alors que les chloroleucites apparaissent avec une coloration verte, puis, au bout de une à trois heures, les plages rouges se transforment en cristaux (fig 45) qui ont la forme de prismes hexagonaux

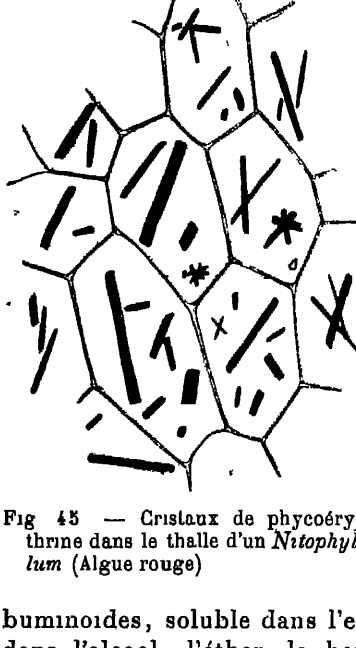


Fig 45 — Cristaux de phycoérythrine dans le thalle d'un *Nitophyllum* (Algue rouge)

La phycoérythrine, comme la phycocyanine, appartient au groupe des substances albuminoïdes, soluble dans l'eau, elle est insoluble dans l'alcool, l'éther, la benzine, le sulfure de carbone, sous l'action de la potasse étendue elle prend une couleur bleue foncée ou d'un vert bleuâtre, sans se dissoudre, après ce traitement l'acide chlorhydrique étendu fait réapparaître la

couleur rouge primitive, si toutefois l'action de l'alcali n'a pas eté trop prolongée

Le spectre d'absorption de la phycoérythrine présente 3 bandes, deux situées entre les raies D et E et une 3e entre les raies E et F.

Certaines Floridées, telles que les *Batrachospermum*, presentent aussi de la phycocyanine, et cela quelquefois à l'exclusion de la phycoérythrine, inversement la phycoérythrine se rencontre chez diverses Algues bleues [*Oscillatoria* (Bocat) et *Nostoc* (Teodoresco)], on peut séparer facilement la phycocyanine et la phycoérythrine du *Nostoc commune* en se basant sur le fait que les deux substances ne sont pas absorbées avec la même rapidité par le papier à filtrer.

Quelle est la signification de ces pigments variés qui viennent chez les Algues se surajouter à la chlorophylle? Le fait qui apparaît avec le plus de netteté est que la bande principale B-C d'absorption des cellules assimilatrices se trouve être deplacée, du fait des pigments surnuméraires, dans une région plus réfrangible, vers la raie D pour les Cyanophycees, entre D et E pour les Algues brunes, entre D et F pour les Algues rouges Or Engelmann a étudié, à l'aide de sa methode des bactéries chimiotactiques vis à vis de l'oxygène, l'assimilation des diverses sortes d'Algues dans les différentes regions du spectre, il résulte de ses experiences que le maximum d'assimilation a toujours lieu dans la region correspondant aux radiations absorbées le plus énergiquement, il y a donc encore ici con-

cordance entre les radiations absorbées et les rad
tions efficaces de l'assimilation du gaz carboniqu

De plus si nous appelons $A_r$ et $A_v$ les intensit
de l'assimilation dans la moitié la moins réfrangil
et la moitié la plus réfrangible du spectre, on co
tate que le rapport $\frac{A_r}{A_v}$, que nous avons vu être se
siblement égal à l'unité dans le cas des Algu
vertes devient $\frac{1}{1,2}$ pour les Algues brunes et $\frac{1}{2}$
pour les Algues rouges, la région la plus effica
du spectre se déplace donc ici, en même temps q
la bande principale d'absorption, vers le violet
partir des Algues vertes

Les résultats obtenus par ENGELMANN viennen
d'être vérifiés par WURMSER (1920) par une aut
méthode consistant a comparer l'assimilatio
d'Algues marines, vertes ou rouges, en présence d
lumière rouge ($\lambda > 580\,\mu\mu$), verte (580-460) ou bleu
($\lambda < 460$), le dégagement d'oxygène était apprec
par le degré d'alcalinité que prend l'eau en presenc
des Algues, si on s'adresse à *Ulva Lactuca* (A vert
et a *Rhodymenia palmata* (Floridée) on observe
pour des conditions identiques, un déplacement d
premier maximum pour la seconde espèce, et l'ass
milation de l'Algue rouge devient en particulie
très sensible en lumière verte.

On est ainsi amené à considérer la substanc
assimilatrice des Algues autres que les Algue
vertes comme formée par l'association de la chlo
rophylle et soit de la phycocyanine, soit de la fuco
xanthine, soit enfin de la phycoérythrine.

Les particularités présentées par les Algues dans leur assimilation se trouvent être en relation avec la distribution de ces plantes dans la mer, on sait en effet que les Algues vertes dominent, avec les Algues bleues, dans les régions les moins profondes, puis ce sont les Algues brunes qui sont les plus abondantes, dans la zone la plus profonde, allant jusqu'à 120 mètres environ, on ne trouve plus enfin que des Algues rouges

D'autre part, si, pour certaines espèces d'Algues rouges, on compare les individus vivant à des profondeurs différentes, on constate des modifications dans la coloration, ceux qui se développent profondément sont d'un vert plus ou moins accentué, la chose est en particulier frappante pour *Rhodymenia palmata* et *Chondrus crispus* La vitesse d'assimilation des deux sortes de formes est d'ailleurs très différente, la variété verte se trouve assimiler environ 3 fois moins pour le *Rhodymenia palmata* et 5 fois moins pour le *Chondrus crispus* (Wurmser et Mme J Duclaux), ce qui correspond du reste à une teneur en chlorophylle 2 ou 3 fois moindre, alors que les pigments du groupe de la carotine et de la xanthophylle restent sensiblement en quantité constante Une lumière vive apparaît comme détruisant la phycoérythrine et amenant d'autre part un nouvel équilibre entre la vitesse de destruction et celle de formation de la chlorophylle.

Or, si on fait passer la lumière solaire à travers une couche d'eau d'épaisseur suffisante, on constate que le spectre fourni par cette lumière au sortir de la nappe liquide ne présente plus les

radiations les moins réfrangibles, celles-ci ont é absorbées par l'eau, c'est ainsi qu'au sortir d'u tube rempli d'eau, long de 14 mètres et fermé à s deux extrémités par des glaces, les radiatio rouges ont complètement disparu, le maximu d'intensité est alors situé dans le vert et le ve bleu, ce maximum d'intensité lumineuse se trou précisément correspondre à la région des rayo efficaces dans l'assimilation du carbone par l Algues brunes et les Algues rouges

Nous serions ainsi en présence d'une adaptatio des matières pigmentaires des végétaux considér aux conditions d'éclairement dans lesquelles ils s développent. Il s'agirait d'un fait analogue à celu que Gaidukow a établi expérimentalement pou des Algues bleues exposées à des lumières de colo rations variées, ces plantes modifient leur colora tion dans de telles conditions, en lumière roug elles prennent une coloration verte, en lumièr jaune brunâtre une coloration vert bleuâtre, en lumière verte une teinte rougeâtre, en lumièr bleue une couleur jaune brunâtre, on se trouv ainsi en présence d'une *adaptation chromatiqu complémentaire*

### Bactéries vertes; Bactéries pourpres

Les végétaux qu'on place dans le groupe des Bactéries sont très généralement caractérisées par l'absence de chlorophylle et partant par l'impossibilité où se trouvent ces êtres d'utiliser le carbone du gaz carbonique de l'air On a cependant signalé un certain nombre de Bactéries pourvues d'un

pigment vert et mis en évidence pour plusieurs un dégagement d'oxygène à la lumière, mais, dans les cas où on a pu identifier le pigment à de la chlorophylle, il semble bien qu'on soit en présence d'Algues unicellulaires particulièrement petites ; d'ailleurs plusieurs des pigments verts des Bactéries n'ont pas de rapport chimique avec la chlorophylle, et la question demande une nouvelle étude

Engelmann a appelé l'attention sur un groupe de Bactéries désignées sous le nom de Bactéries pourpres en raison de leur coloration, ce sont par exemple le *Bacterium photometricum*, le *Chromatium vinosum*, le *Chromatium Okenii*, le *Clathrocystis roseopersina*, l'auteur leur a reconnu la faculté de décomposer le gaz carbonique à la lumière, grâce à un pigment spécial Ce pigment est complexe, il est constitué par une substance verte, la *bactériochlorine* qui n'a pas de rapport avec la chlorophylle et paraît se rapprocher des carotines, et une matière rouge, la *bactériopurpurine*, celle-ci peut s'extraire à l'état pur et s'obtenir en cristaux, elle est insoluble dans l'eau et la glycérine, peu soluble dans l'alcool absolu, très soluble dans l'ether, le chloroforme, le sulfure de carbone ; en présence de l'acide sulfurique pur on obtient une coloration indigo foncé comme avec les carotines, dont Molisch rapproche le pigment en question

Engelmann a été amené à regarder la bacteriopurpurine comme capable de déterminer la décomposition du gaz carbonique à l'aide des radiations jaunes, vertes et infra-rouges, mais ces

résultats ne paraissent pas definitifs, Molisch se demande si les resultats obtenus par Engelmann ne sont pas dus a l'association d'Algues vertes microscopiques aux Bacteries pourpres et en fait cet auteur n'a rien obtenu de semblable avec des cultures pures de ces dernieres, qui se sont montrees incapables de vivre en dehors de toute matière organique

## E — PRODUITS RESULTANT DE L'ASSIMILATION DU GAZ CARBONIQUE

Dans tout ce qui precède nous avons uniquement considéré l'assimilation chlorophyllienne au point de vue des échanges gazeux qui en resultent entre la plante et l'atmosphère, nous avons maintenant à nous demander ce que devient le carbone retenu par le végétal

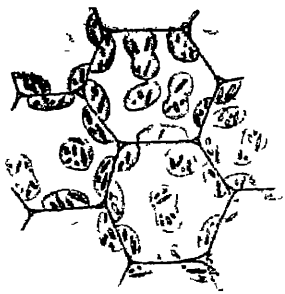


Fig 46. — Grains d'amidon qui se sont constitués à l'intérieur des chloroleucites

Des experiences très simples permettent de montrer que pour beaucoup de feuilles, la fixation de carbone s'accompagne de la formation d'*amidon* qui a lieu à l'intérieur même des chloroleucites (fig 46), et que toute condition qui favorise ou suspend la décomposition du gaz carbonique

augmente ou supprime la formation d'amidon

Pour montrer que l'apparition de l'amidon est sous la dépendance de la lumiere, il suffit d'exposer une feuille capable d'en produire à la lumière solaire, apres avoir protégé contre celle-ci, à l'aide de papier d'étain par exemple, une certaine portion du limbe; lorsque l'action de la lumière s'est exercée pendant une journée, on traite la feuille par de l'eau bouillante qui gonfle les grains d'amidon, puis par de l'alcool à 90° qui enlève à chaud toute la chlorophylle, on fait agir enfin sur la feuille ainsi décolorée une solution d'iode, et on constate que toutes les parties qui ont reçu la lumière se colorent vivement en bleu, alors que les régions protegées par le papier d'étain restent incolores (fig 47), l'amidon ne s'est donc formé que dans les cellules éclairées

Fig. 47 — Feuille qui a été exposée à la lumière, sauf dans sa région médiane, de l'amidon s'est formé uniquement dans les zones éclairées

On peut de la même manière observer au microscope le formation des grains d'amidon sous l'influence de la lumière, en s'adressant à des filaments de Spirogyre, maintenus pendant quelque temps à l'obscurité ils apparaissent comme complètement dépourvus d'amidon, si on vient à les éclairer, on constate, au bout de 5 minutes environ, l'existence d'amidon dans les chloroleucites.

D'autre part, et la chose est importante, ce sont les mêmes radiations qui déterminent la décomposition du gaz carbonique et la formation d'amidon, on peut le montrer en éclairant une feuille avec un spectre, puis la traitant comme il a été dit plus haut, la coloration bleue, caractéristique de l'amidon, n'apparaît que dans les regions qui correspondent aux bandes d'absorption de la chlorophylle et particulièrement au niveau de la région BC, l'*amylogramme* obtenu est superposable au spectre d'absorption

C'est bien, d'autre part, le gaz carbonique qui fournit le carbone entrant dans la constitution de l'amidon, si on place une plante verte dans une atmosphère privée de gaz carbonique, par exemple à l'intérieur d'un vase communiquant avec l'atmosphère externe par l'intermédiaire d'un tube rempli de morceaux de potasse caustique, on n'observe plus aucune formation d'amidon dans les chloroleucites, bien que la plante soit exposée à la lumière. Inversement si le végétal est placé dans une atmosphère riche en gaz carbonique l'amidon se forme plus rapidement et en plus grande quantité qu'à l'air libre

*Mesure de l'intensité du phénomène chlorophyllien par l'augmentation du poids de substance sèche* — On s'est longtemps servi, à la suite de Sachs, de l'amidon ou de corps analogues apparaissant ainsi du fait de la fixation du carbone du gaz carbonique pour mettre en évidence le phénomène chlorophyllien et même pour en effectuer des mesures quantitatives

La méthode consiste à peser, après dessiccation, une rondelle prélevée à l'emporte-pièce sur une feuille qui a séjourné à l'obscurité quelque temps, puis à répéter l'opération sur une feuille semblable, après un séjour à la lumière, l'augmentation du poids peut renseigner, dans une certaine mesure, sur la quantité d'amidon et de sucres produits; c'est ainsi que des feuilles de Soleil (*Helianthus annuus*), attenant à leur tige, subissent pendant le jour, par mètre carré et par heure, une augmentation du poids de la matière sèche représentée par 0gr91, pendant la nuit, au contraire, il se produit une perte de 0gr96, il faut d'ailleurs observer qu'à l'époque où on réalise de telles expériences la durée de la nuit est sensiblement plus faible que celle du jour, si bien que le phénomène résultant ne se traduit nullement par une perte au bout de 24 heures

Si on opère avec des feuilles détachées et immergées par leurs pétioles dans de l'eau, le gain devient plus considérable et égal par exemple à 1gr64, cette différence tient à ce que le gain en poids des feuilles attenant à la plante est la résultante du phénomène d'assimilation et de la migration qui s'effectue constamment de la feuille vers les autres organes, or cette migration n'a pas lieu pour une feuille détachée de la tige, c'est à elle par contre qu'on doit rapporter la diminution de poids d'une feuille laissée adhérente à la tige pendant la nuit

Si on considère une plante de Soleil arrivée à son développement maximum, on peut estimer à 36 grammes la masse de substance sèche élaborée du fait de l'assimilation chlorophyllienne pendant une

journee et à 2 kilogrammes environ la masse de substance seche fabriquee au cours d'un été par cette plante

En rapportant le phénomène chlorophyllien à l'hectare de terre cultivée on arrive à reconnaître pour une telle surface la formation de 6 000 à 7 000 kilogrammes de substance sèche, toutes ces données sont d'ailleurs en concordance avec les quantites de gaz carbonique décomposé dans les mêmes conditions

Les indications numeriques fournies par la méthode de pesee que nous envisageons, sont, lorsqu'on les rapporte à l'unité de surface foliaire (mètre carré) et à l'unité de temps (heure), assez variables avec les différentes espèces; qu'il nous suffise de dire que la Capucine n'elabore que de $0^{gr}2$ à $0^{gr}3$ de substance sèche lorsque le Soleil en fabrique de $0^{gr}4$ à $0^{gr}5$

Si on enrichit artificiellement l'atmosphère en gaz carbonique, l'augmentation de poids devient beaucoup plus intense, elle atteint $2^{gr}86$ pour le Soleil en présence de 3 % de gaz carbonique. Cet enrichissement de l'atmosphère en gaz carbonique se produit dans certaines conditions de culture, par exemple sous châssis ou sous cloche, le terreau, très riche en humus, subit constamment, nous le verrons, des phénomènes d'oxydation aboutissant à un dégagement de gaz carbonique, celui-ci s'accumule dans l'atmosphère confinée realisée par les dispositifs employés et contribue à rendre la vegetation plus active

*Assimilation chlorophyllienne et cryoscopie.* —

L'enrichissement des tissus verts en substances sucrées, sous l'action de la lumière entraîne des variations notables dans l'abaissement du point de congélation des jus de presse, il est bien évident que dans ce cas seules les substances solubles interviennent. Atkins (1910) a obtenu les résultats suivants pour des feuilles de Lilas détachées de la plante et exposées 1 h 1/2 à la lumière, les pétioles étant plongés dans de l'eau, ou pour des feuilles semblables laissées deux jours à l'obscurité :

| | Abaissement du point de congélation | Pression osmotique correspondante |
|---|---|---|
| | — | — |
| | | atm |
| Feuilles témoins | 1°423 | 17,12 |
| Feuilles exposées 1 h 1/2 à la lumière | 2°135 | 25,68 |
| — maintenues 2 jours à l'obscurité | 1°183 | 14,23 |

La pression osmotique augmente sensiblement sous l'action de la lumière et diminue au contraire à l'obscurité. Faisons d'ailleurs remarquer qu'on ne peut conclure de ces seules données à une formation de substances sucrées aux dépens du gaz carbonique, les modifications que subit la pression osmotique pouvant provenir de condensations ou de simplifications moléculaires intervenant dans les substances qui existent primitivement dans le tissu considéré.

*L'amidon est-il le premier produit de l'assimilation chlorophyllienne ?* On a tout d'abord pensé que l'amidon était le premier produit apparent de la synthèse chlorophyllienne, cet amidon se disloquerait ensuite pour donner naissance à des sucres plus

simples qui circuleraient dans la plante, c'est c phénomene auquel on assiste en particulier per dant la nuit, au cours de laquelle l'amidon form durant le jour precédent disparaît en effet

En fait, pour la plupart des feuilles, l'amido nous renseigne sur la marche de l'assimilation chlc rophyllienne, mais cette substance fait defaut dan les feuilles de certaines plantes où il est remplac par des sucres plus simples, monosaccharides o disaccharides, d'autre part la complexité même d la molécule de l'amidon a posé la question de savoi si son apparition ne serait pas consécutive de l formation de sucres solubles, de poids moléculaire moins elevés, qui seraient les premières substance dérivant directement de la fonction chlorophyl lienne Divers auteurs ont cherche la solution de ce probleme et il nous faut passer en revue les divers arguments qui plaident en faveur de la formation de l'amidon à partir de sucres moins condensés .

On a tout d'abord fait remarquer que l'amidon n'apparaît dans les cellules de Spirogyre qu'au bout d'un certain temps après le debut de l'exposition à la lumiere, alors qu'on constate de suite une décomposition du gaz carbonique, mais cet argument n'a que peu de force, car on ne peut évidemment observer au microscope des grains d'amidon que lorsque ceux-ci ont atteint des dimensions appreciables

Une autre serie d'arguments est relative aux plantes chez lesquelles il n'apparaît pas d'amidon dans les chloroleucites; alors en effet que certaines feuilles sont très riches en amidon, il n'en existe

que de faibles quantités dans les Gentianees et les Iridees, et beaucoup de Liliacées, d'Amaryllidees et d'Orchidees n'en présentent normalement pas ; il en est de même du Blé Chez ces dernieres plantes la quantité de sucres solubles, non réducteurs ou réducteurs, suit du reste une marche en tout semblable à la proportion d'amidon dans les autres feuilles (A Meyer) augmentation à la lumière, diminution à l'obscurite, et les sucres solubles apparaissent comme ayant le même rôle que l'amidon

Mais il y a plus, si on vient à placer des feuilles d'Iris à la lumière, ou même à l'obscurité, sur une solution suffisamment concentrée de glucose, de levulose, de maltose, de saccharose ou même de glycérine, on constate l'apparition d'une quantité considérable d'amidon, dont la formation paraît ainsi dépendre de la concentration de la cellule en sucres plus simples Il en est de même pour des feuilles d'Oignon, de Laitue, d'Orchidees, chez lesquelles on peut aussi provoquer la formation d'amidon, normalement absent chez ces especes, en les mettant en contact avec des solutions de sucres ou encore en les faisant assimiler dans une atmosphère riche en gaz carbonique D'après ces expériences, ce sont les sucres solubles qu'on est amené à regarder comme les premiers produits apparents de l'assimilation chlorophyllienne, ils ne donneraient ensuite naissance à de l'amidon que lorsque serait réalisée une certaine concentration de ces sucres, concentration qui serait variable avec les différentes espèces végétales et ne se trou-

verait jamais realisee dans les conditions normale pour plusieurs d'entre elles

Dans certaines plantes l'amidon coexiste avec de sucres solubles qui suivent la même loi que lui a point de vue quantitatif, c'est ce qui a lieu pa exemple chez la Betterave, comme l'amidon, l saccharose s'accumule dans les feuilles de ce végé tal à la lumière pour diminuer à l'obscurité, le quelques chiffres suivants, empruntés à A. Girard renseignent sur ces modifications des quantites d saccharose, celles que présentent les sucres réduc teurs etant beaucoup moins accentuées.

| | | Saccharose | Sucres réducteurs |
|---|---|---|---|
| 18-19 août | 4 h soir | 0,92 | 1,54 |
| | 4 h. matin | 0,35 | 1,14 |
| 22-23 août | 4 h soir | 0,40 | 1,60 |
| | 4 h. matin | 0,18 | 1,14 |
| 1-2 septembre | 4 h soir | 0,65 | 2,07 |
| | 4 h matin | 0,23 | 1,84 |

A. Girard n'a pas abordé le problème de la rela tion qui peut exister entre l'amidon et le saccharose dans les feuilles de la Betterave, mais ce qui se trouve établi par ses recherches, c'est le fait que le saccharose, comme l'amidon, suit la même marche que l'activité chlorophyllienne

Brown et Morris ont fait paraître en 1893 un important travail dans lequel ils étudient les variations journalieres des différents sucres existant dans la feuille de Capucine et cherchent à conclure des données numériques obtenues à la filiation de ces substances

Il existe dans les feuilles de la Capucine de l'amidon, du maltose, du saccharose, du glucose et du lévulose, les feuilles, desséchees rapidement a 100° à la vapeur, sont tout d'abord traitées par l'éther qui entraîne la chlorophylle et les corps gras, elles sont ensuite mises à digérer dans de l'alcool a 80 % pendant 24 heures à la temperature de 40-45° C, cet alcool, neutralisé par de l'ammoniaque pour empêcher l'action hydrolysante des acides, est distillé, le liquide concentré est traité par de l'acetate basique de plomb qui précipite les tannins, les acides aminés et les matières proteiques ; le tout est filtré, lavé et on obtient ainsi un liquide qui contient l'ensemble des sucres solubles, on en détermine le pouvoir rotatoire et le pouvoir reducteur vis à vis de la liqueur de Fehling, puis on traite une portion par de l'invertine à 50°, le ferment en question transforme le saccharose en glucose et levulose, on évalue les nouveaux pouvoirs rotatoire et reducteur et on peut conclure des mesures effectuees aux quantités de glucose, de lévulose et de saccharose Une autre portion est soumise pendant 1 heure à 100° à l'action de l'acide chlorhydrique à 6 % qui dédouble le maltose, on mesure à nouveau les pouvoirs rotatoire et réducteur qui permettent le calcul de la quantité de maltose contenue dans les feuilles. Quant à l'amidon il est reste dans le résidu des feuilles soumises à l'action de l'alcool, ce résidu est repris par l'eau à l'ebullition, l'amidon ainsi gonflé est hydrolysé par la diastase qui lui est spéciale, l'amylase, et dosé à l'état de sucre soluble

Brown et Morris ont ainsi obtenu pour 100 grammes de feuilles sechees de Capucine les quantités moyennes suivantes de sucres solubles

| | | |
|---|---|---|
| Saccharose | 3gr39 | 8gr59 |
| Maltose | 0gr61 | |
| Glucose | 2gr41 | |
| Lévulose | 2gr18 | |

Arrivons maintenant au problème qui nous intéresse, c'est à dire celui des rapports qui existent entre ces sucres et l'amidon

Des feuilles cueillies à 5 heures du matin ont été réparties en deux lots, le premier *a* preparé immédiatement pour l'analyse, le second *b* exposé à la lumière pendant 12 heures, les pétioles baignant dans l'eau, enfin un troisième lot *c* correspondait à des feuilles restées adherentes aux plantes et ayant subi l'action de la même lumière pendant le même temps que les precédentes, les deux lots *b* et *c* étaient traites simultanément à 5 heures du soir

Les résultats sont les suivants :

| | *a* | *b* | *c* |
|---|---|---|---|
| Amidon | 1,23 | 3,91 | 4,59 |
| Saccharose | 4,65 | 8,85 | 3,86 |
| Maltose | 1,18 | 0,69 | 5,33 |
| Glucose | 0,97 | 1,20 | 0, |
| Lévulose | 2,99 | 6,44 | 0,39 |
| Total des sucres solubles | 9,79 | 17,18 | 9,58 |

De ce tableau il résulte que dans les feuilles coupees et mises par leurs petioles en contact avec

de l'eau il s'accumule non seulement de l'amidon, mais une quantité considérable de saccharose, comme Sachs l'avait déjà montré nous voyons que dans ces conditions le poids des sucres totaux passe de 1,23 + 9,79 = 11,2 à 3,91 + 17,18 = 21,09 dans le lot *b*, alors qu'il n'atteint que 4,59 + 9,58 = 14,17 dans le lot *c*, le second lot nous renseignant sur la formation totale des matières hydrocarbonées, diminuées seulement de la consommation due à la respiration, alors que pour le troisième lot nous n'observons que la différence entre les matières élaborées et celles qui émigrent dans la tige,

Non seulement le saccharose s'accumule à la manière de l'amidon, mais nous pouvons remarquer qu'il se forme moins d'amidon dans les feuilles coupées que dans les feuilles attenant a leur tige

La glucose est en faible quantite et n'a guère varié de *a* à *b*, le lévulose au contraire a passé de 2,99 à 6,44, il est donc difficile de considérer le glucose comme le premier produit formé dans l'assimilation chlorophyllienne et donnant naissance par polymerisation à l'amidon, il est beaucoup plus probable que le glucose et le lévulose proviennent de l'inversion du saccharose et que, si le glucose est en plus faible quantité, cela tient a ce qu'il est beaucoup plus vite consommé dans le phénomène respiratoire, nous aurons l'occasion de revenir sur cette question et de montrer qu'il en est bien aussi

Brown et Morris ont enfin établi ce que deviennent les différents sucres lorsqu'on laisse des feuilles, dont les pétioles plongent dans l'eau,

à l'obscurité pendant 24 heures, l'analyse des sucres avant et apres l'experience a donne les résultats consignés ci-dessous

| | *Avant* | *Après* |
|---|---|---|
| Amidon. | 5,42 | 0,90 |
| Saccharose | 7,33 | 3,35 |
| Maltose | 2,71 | 1,28 |
| Glucose | 0, | 1,34 |
| Lévulose | 2,11 | 3,76 |
| Total des sucres solubles | 12,15 | 9,73 |

Le glucose et le lévulose ont augmenté, ce qui ne peut s'expliquer que par leur formation à partir d'autres sucres et en particulier du saccharose et de l'amidon que nous voyons diminuer d'une maniere tres importante, le maltose provenant de l'amidon est consommé en partie, comme le sont le glucose et le lévulose provenant du saccharose

Restent donc comme produits s'accumulant dans les feuilles sous l'action de la lumiere, le saccharose et l'amidon, sans qu'ils aient pu en donner une démonstration, Brown et Morris regardent le saccharose comme le premier produit de l'assimilation chlorophyllienne, l'amidon en dérivant lorsque le dissacharide en question atteint une concentration suffisante

*Relation des pentoses avec l'assimilation chlorophyllienne* — Il n'a éte question dans tout ce qui précède que des sucres appartenant à la catégorie des hexoses ou en derivant par condensation, les pentoses et les pentosanes qui en proviennent ont-

ils une origine semblable ? Sont-ils un resultat direct de l'assimilation chlorophyllienne ? Il ne le semble pas. De Chalmot, Tollens et Tücker ont détermine la teneur des feuilles en pentoses a differents moments de la journée et n'ont pas reussi à observer de differences à cet egard entre la nuit et le jour. Dans d'autres expériences on a constaté que les pentosanes augmentent dans des plantes maintenues à l'obscurité, pour diminuer ensuite, ce serait donc des substances derivant, comme la cellulose, des produits élaborés au cours de l'assimilation chlorophyllienne, mais ne se formant pas directement aux dépens du gaz carbonique de l'air, l'abaissement de leur taux à une obscurite prolongée amène à les considérer comme des substances de reserve. Tollens admet que les pentoses dérivent des hexoses ou des hexosanes (amidon, cellulose) par oxydation, suivant la formule

$$C^6H^{12}O^6 + O^2 = C^5H^{10}O^5 + CO^2 + H^2O$$

## F — MÉCANISME CHIMIQUE DE LA FORMATION DES SUCRES

Ce qui est bien acquis dans ce qui précede c'est que le carbone du gaz carbonique de l'air se retrouve dans la plante sous la forme de sucres plus ou moins simples, mais il y a lieu de chercher à analyser les réactions qui aboutissent à la formation de ces substances sucrées, disons de suite qu'aucune réponse definitive n'a été donnée a cette question; il est cependant intéressant d'examiner

dans quelle voie se sont effectuées les recherches entreprises à cet égard

La théorie qui a réuni le plus de partisans est celle qui voit dans l'aldéhyde formique H COH le premier produit formé à partir du gaz carbonique (Bayer), cette hypothèse a été féconde au point de vue chimique, car c'est à partir d'elle qu'on a pu réaliser la synthèse des sucres, l'aldehyde formique ou formol se polymérise en effet assez aisément et donne du trioxyméthylene $C^3H^6O^3$, ce corps, traité par la baryte, a donné une substance réductrice (Lœw) qu'on a d'abord considéré comme un sucre défini, le formose, isomère du glucose ; Fischer a montré depuis qu'il s'agit dun mélange complexe, contenant entre autres substances le i-fructose

La formation de l'aldehyde formique à partir du gaz carbonique peut se représenter par la formule très simple

$$(1) \qquad CO^2 + H^2O = H\,COH + O^2$$

qui correspond à un quotient d'assimilation $\frac{O^2}{CO^2}$ égal à l'unité. On aurait ensuite

$$(2) \qquad 6\ COH^2 = C^6H^{12}O^6$$

c'est à dire formation d'un monosaccharide pouvant à son tour se polymériser On s'est demandé d'autre part dans quelles conditions pourrait se realiser la formation du formol à partir du gaz carbonique, car la formule (1) correspond à une activité sans exemple de ce corps, on a pensé tout d'abord qu'il pourrait se produire une dissociation du gaz carbonique en oxyde de carbone et oxygène et que

l'oxyde de carbone réagirait sur l'eau pour produire l'aldéhyde formique

$$CO^2 = CO + O \quad \text{et} \quad CO + H^2O = COH^2 + O$$

Le dégagement d'oxygene s'effectuerait ainsi en deux temps, mais, s'il en était ainsi on devrait pouvoir réaliser l'assimilation chlorophyllienne a partir de l'oxyde de carbone avec un quotient d'assimilation $\frac{O^2}{CO} = \frac{1}{2}$, or si certaines expériences (Bottomley) ont tout d'abord conduit à admettre qu'en effet les plantes vertes pouvaient utiliser l'oxyde de carbone à la lumière, nous avons vu que c'est là une notion qui doit définitivement disparaître

D'autres auteurs ont pensé que la formation d'aldéhyde formique aurait lieu à partir de l'acide carbonique hypothétique $CO^3H^2$, on aurait

$$CO^3H^2 = H\ COH + O^2$$

ou bien encore le gaz carbonique réagirait sur l'eau oxygénée contenue dans les tissus pour donner de l'âcide formique $CO^2 + H^2O^2 = H\ CO^2H + O^2$

L'acide formique ainsi formé donnerait ensuite facilement naissance à de l'aldehyde formique par réduction aboutissant à une nouvelle quantité d'eau oxygénée Cette hypothèse accessoire repose sur l'existence de l'eau oxygénée dans les organes végétaux insolés, mais l'expérience n'a pu la mettre en évidence d'une manière définitive

Mais revenons à l'hypothese initiale et essentielle, celle qui a trait à la formation de l'aldéhyde

dans l'acte chlorophyllien et voyons quels sont les faits sur lesquels elle peut s'appuyer

On a tout d'abord cherché à déceler la présence du formol dans les tissus verts exposés à la lumière; certains auteurs (Pollacci, Priestley, Schryder) ont conclu de leurs recherches à l'affirmative, mais le fait serait-il parfaitement établi qu'une grave objection se présente relativement à la signification de la présence de ce corps, qui peut en effet se produire à partir de différentes substances, au cours des traitements chimiques qu'on fait subir à l'organe végétal, la substance en question peut ainsi n'avoir aucun rapport avec l'assimilation chlorophyllienne. Et inversement si on ne retrouvait pas ce corps chez les plantes vertes, on ne pourrait rien en conclure touchant la formation possible de l'aldéhyde formique dont la polymérisation pourrait s'effectuer aussitôt après son apparition

Mais, si le formol est produit dans l'assimilation chlorophyllienne, il doit être possible de nourrir les plantes avec cette substance et de réaliser à partir d'elle la synthèse des sucres dans les cellules vertes; on a effectué divers essais dans cette voie, mais on se heurte à une difficulté consistant en ce que l'aldéhyde formique en solution constitue pour les plantes un violent poison, même à une dose de $\frac{1}{50\,000}$; il faut donc faire agir le formol à des concentrations très faibles et dès maintenant, nous devons admettre que, s'il se forme dans les cellules vertes, il n'y subsiste à l'état libre qu'en quantité très faible.

Bokorny a tourné la difficulté que nous venons de signaler en expérimentant sur des Spirogyres à qui il fournissait de l'oxymethylsulfonate de sodium qui, en présence de l'eau, se dédouble lentement en aldehyde formique et sulfate acide de sodium suivant la formule

$$CH^2OH\ SO^3Na = COH^2 + SO^4NaH$$

Mais ce dernier corps est lui-même toxique, on s'en débarrasse par l'addition de phosphate disodique qu'il transforme en phosphate monosodique, il se forme ainsi du sulfite neutre qui est sans action nuisible sur l'Algue

$$PO^4Na^2H + SO^3NaII = PO^4NaH^2 + SO^3Na^2$$

Or Bokorny a constaté qu'au soleil et en l'absence de gaz carbonique il se constituait dans ces conditions de l'amidon à l'interieur des cellules de la Spirogyre, ce qui n'avait lieu ni à l'obscurite, ni en l'absence de l'aldéhyde formique Plus récemment, le même auteur, en employant le formol à l'état gazeux, a pu observer en sa présence une augmentation de récolte pour les plantes vertes supérieures

On a pu operer dans ce dernier cas avec des atmosphères contenant jusqu'à 1,3 % de formol, il est seulement nécessaire de prendre certaines precautions consistant à protéger les organes non chlorophylliens contre l'action nocive des vapeurs de formol ; on constate, en effet, que les racines ou les jeunes tiges sont particulièrement sensibles à cet égard et présentent rapidement, sous l'action

des vapeurs d'aldéhyde formique, des plages nécrosées brunes, les plantes en expérience sont placées dans un pot dont on recouvre la surface à l'aide d'une couche imperméable de paraffine. Dans ces conditions, des haricots, en présence de vapeurs de formol, ne constituent pas d'amidon, mais leurs sucres réducteurs augmentent dans le rapport de 1 (air sans gaz carbonique ni aldéhyde formique) à 3.

Tel est, dans ses grands traits, l'état actuel de nos connaissances expérimentales vis à vis de l'hypothèse de l'aldéhyde formique qui, sans être définitivement établie, est celle qui a suscité le plus d'expériences.

D'autres physiologistes ont pensé que le premier corps formé pourrait aussi bien être la glycérine qu'il est très facile d'obtenir par synthèse à partir du gaz carbonique et de transformer ensuite en sucres, on comprendrait, dans ce cas, la formation des corps gras d'une manière beaucoup plus simple qu'en prenant l'aldéhyde formique comme point de départ.

## G — ROLE DE LA CHLOROPHYLLE

### Rôle chimique

Il nous reste à considérer le rôle que joue la chlorophylle dans le phénomène aboutissant à la formation des sucres, c'est surtout un rôle physique qu'on a été amené à lui reconnaître, mais sa constitution chimique a donné à penser à certains auteurs que le pigment pourrait intervenir directement dans la réaction chimique. On a à cet égard

rapproché la chlorophylle, que nous avons vu contenir du magnesium dans sa molecule, des composés organometalliques etudies par GRIGNARD et de formule générale R MgBr, R étant un radical organique tel que $CH^3$,$C^2H^5$ , mis en présence du gaz carbonique, ces corps l'absorbent pour donner la réaction suivante

$$R\ MgBr + CO^2 = CO\begin{matrix}\diagup OMgBr \\ \diagdown R\end{matrix}$$

la substance formée, en présence de l'eau, aboutit, suivant la réaction

$$CO\begin{matrix}\diagup OMgBr \\ \diagdown R\end{matrix} + H^2O = R\ CO^2H + MgBr\ OH$$

à la formation d'un acide organique R $CO^2H$, la chlorophylle pourrait intervenir d'une manière analogue pour donner, non pas un acide, mais un aldéhyde tel que l'aldéhyde formique ; d'ailleurs nous avons vu qu'on peut aussi bien admettre que c'est l'acide formique qui est le premier produit de l'assimilation

Cette hypothese revient à considerer la chlorophylle comme douce, vis à vis du gaz carbonique, d'un pouvoir catalytique semblable à celui que nous serons amene a etudier lorsqu'il s'agira des actions diastasiques et qui serait en rapport avec la présence du magnesium dans la molécule chlorophyllienne

En fait, FENTON a réussi à produire de l'aldehyde formique en faisant barboter du gaz carbonique dans de l'eau contenant du magnesium metallique

et, d'autre part, on a pu condenser cet aldehy formique en lévulose racemique, en faisant inte venir un melange de magnésie, de sulfate magnésium et de plomb

De son côté, Odno a montre que certains deriv de l'iodure pyrrol-magnesien reagissent sur le g carbonique d'une manière identique aux compos de Grignard, ce qui nous rapproche beaucoup cas de la chlorophylle et vient donner un grai poids à l'hypothèse que nous considérons

Pour Willstætter, qui a repris cet essai d'exp cation, le phenomène chlorophyllien comprendra trois phases, une première consisterait en une fo mation d'acide carbonique $CO^3H^2$ instable, s'acc mulant au voisinage des chloroleucites, sans que chlorophylle intervienne d'ailleurs En second li il se formerait une combinaison de $CO^3H^2$ et de chlorophylle, le magnésium servant de lien enti les deux substances, la lumière agirait alors pou transformer le radical carboxylé de la combinaiso ainsi produite et aboutir par exemple à de l'a déhyde formique peroxydée Dans une troisiem et dernière étape, indépendante a nouveau de l chlorophylle, la formaldéhyde peroxydee élimine rait l'oxygène en exces et la molécule primitive d chlorophylle se trouverait reconstituee

### Rôle physique

Quel que soit le processus chimique de l'assimila tion il s'agit d'une réaction qui, partant du gaz carbo nique et aboutissant aux sucres, est fortement en dothermique, on a en particulier.

$$CO^2 = C + O^2 - 94^c3$$

et $$6\,CO^2 + 6\,H^2O = 6\,O^2 + C^6H^{12}O^6 - 107^c2$$

Il s'effectue une absorption d'énergie, le gaz carbonique est le produit ultime de l'oxydation des substances carbonées contenues dans les animaux et les végétaux et la fonction chlorophyllienne se trouve assurer le retour du carbone dans le cycle vital, rendant ainsi possible la continuation de la vie à la surface de la terre, elle effectue un travail semblable à celui qui est necessaire pour relever un poids, par exemple celui d'une horloge, qui utilise ensuite peu à peu l'énergie potentielle acquise pour faire mouvoir les aiguilles, de même en effet les sucres sont dégradés progressivement, en particulier par oxydation, et aboutissent finalement à la formation de gaz carbonique, en cédant à l'être vivant, au cours de ces transformations, l'énergie qui lui est nécessaire pour son fonctionnement

La cause de la réaction qui, partant du gaz carbonique, aboutit à un sucre nous apparaît, d'après tout ce qui précède, comme étant la lumière. Or nous sommes habitués à considérer celle-ci comme une source d'énergie sans valeur pratique, ordinairement en effet la lumière, lorsqu'elle intervient dans des réactions chimiques, le fait en provoquant des phénomènes exothermiques; elle joue alors le rôle d'excitant, sans constituer elle-même une source d'énergie, c'est ainsi qu'elle agit quand elle provoque la combinaison du chlore et de l'hydrogène; elle constitue un catalyseur typique.

On ne peut d'autre part admettre que ce sont d
réactions exothermiques provoquees par la lumiè
dans la plante verte qui constituent une sour
d'énergie pour la fixation du carbone, ce ser
admettre le mouvement perpétuel, car les réactio
en question aboutissent précisément à la formati
de gaz carbonique

Mais il existe des réactions photochimiques e
dothermiques, telle est la réduction des sels d'a
gent, des oxydes de mercure, de l'acide azotiq
produite par la lumière solaire L'étude relativeme
récente de la lumière ultra-violette (D. Berthelot
a montré qu'on peut par son emploi réaliser tou
une série de décompositions de nombreuses sub
tances organiques et que ces reactions présentent u
caractère de réversibilité C'est ainsi que le gaz ca
bonique se dédouble en oxyde de carbone et oxy
gène, que de l'aldéhyde formique peut être obten
à partir de l'oxyde de carbone et de l'hydrogène, e
se condenser en trioxyméthylene, puis en hydrate
de carbone, il est donc possible de réaliser pa
l'emploi des radiations ultra-violettes une synthès
directe des substances sucrées à partir du gaz ca
bonique

La lumière ultra-violette intervient alors comm
une source d'énergie et il en est évidemment d
même des radiations efficaces dans l'assimilatio
chlorophyllienne, mais dans ce dernier cas, entr
les substances qui réagissent les unes sur les autre
et les radiations lumineuses, se trouve interposé l
pigment vert sans lequel tout phénomène d'assimi
lation est impossible, comment intervient-il ? I

paraît bien qu'il se comporte comme un *sensibilisateur optique*

On sait qu'il n'est pas nécessaire, pour qu'une radiation lumineuse agisse sur un corps susceptible d'être modifié par elle, que la radiation soit absorbée par le corps en question il suffit qu'il existe, mélangée intimement au corps modifiable, une substance capable de déterminer l'absorption de la radiation considérée, ce sont de telles substances qu'on appelle des sensibilisateurs optiques, l'exemple le plus connu est relatif aux substances utilisées en photographie (orthochromatisme) pour rendre les sels d'argent, qui, isolés, ne sont réduits que par les radiations violettes et ultra-violettes, sensibles a des radiations moins refrangibles, incapables d'action dans les conditions ordinaires C'est ainsi que l'éosine sensibilise pour les rayons jaunes et jaunes verts, l'érythrosine pour les rayons jaunes, le chlorure de cyanine pour les radiations rouges et orangees, on a même reussi à rendre les sels d'argent sensibles aux radiations infra-rouges.

Or, si on ajoute de la chlorophylle à une émulsion au collodion de bromure d'argent et qu'on soumette la plaque recouverte de cette emulsion à l'action d'un spectre, on constate que le développement fait apparaître les bandes caracteristiques de la chlorophylle, l'énergie lumineuse a donc ete absorbée et fixée au niveau des bandes d'absorption, cette experience est de tout point comparable à celle qui nous a révelé la formation d'amidon dans une feuille éclairée par un spectre uniquement au niveau des radiations absorbées par la chlorophylle,

nous avons vu d'autre part que les radiations abso
bees détruisent la chlorophylle et c'est une nouvel
ressemblance que ce pigment présente avec l
autres sensibilisateurs optiques.

Nous sommes donc amené à considérer la chl
rophylle comme absorbant l'énergie lumineus
celle-ci est à son tour transformée en énergie ch
mique, sans qu'on puisse dire si la substan
capable de réaliser cette transformation est la chl
rophylle elle-même ou bien une autre substance

Toutes les tentatives de réalisation de l'assimil
tion chlorophyllienne en dehors de l'organisme o
echoué jusqu'ici et la méthode des bactéries a mo
tré qu'il ne se produit même aucun dégageme
d'oxygène à partir de chloroleucites en apparen
intacts, mais provenant de cellules broyées

La propriété que possède la chlorophylle d'êt
fluorescente intervient peut-être dans l'explicatio
de l'assimilation du carbone minéral, nous avon
dit qu'elle correspondait à une transformation d
radiations absorbées et certaines experiences (Bac
tendent à faire admettre la production d'aldéhyd
formique à partir du gaz carbonique quand on fa
barboter celui-ci, en présence de la lumière, dan
une solution fluorescente de sel d'urane, si la chos
se vérifie, on conçoit la ressemblance que présent
rait ce mode de formation de l'aldéhyde formiqu
avec ce qui se passe dans le phénomène chlor
phyllien.

Il n'est peut-être pas sans intérêt de signaler ic
que c'est précisément par sa fluorescence que l
chlorophylle agit physiologiquement sur certain

organismes vivants. Si, à des solutions très étendues d'alcool méthylique qui sont sans action sur la vie des Protozoaires (Paramécies...) ou de globules sanguins, on mélange un peu d'une teinture de chlorophylle dans l'alcool méthylique, on constate qu'à l'obscurité rien n'est changé aucun effet nocif n'apparaît. Mais, à une lumière même très faible, représentée par exemple par $\frac{1}{3.000\,000}$ de l'intensité de la lumière solaire directe, les animaux meurent au bout de quelques heures et il se produit une hémolyse des globules sanguins.

C'est à la fluorescence de la chlorophylle qu'on est amené à rapporter cette action, car d'une part l'action photodynamique de la solution de chlorophylle est maxima pour la lumière rouge, d'autre part des substances également fluorescentes (phylloporphyrine, hématoporphyrine, bile, etc..) agissent de même, alors que les substances non fluorescentes, telles que les anthocyanes, restent sans action.

Ajoutons enfin qu'on obtient des résultats identiques avec le jus de plantes étiolées, ce qui donne à penser que les chloroleucites contiennent dans ces conditions un corps fluorescent qui se confond peut-être avec l'une des substances dont dériverait la chlorophylle à la lumière.

*Photosynthèse et effet photoélectrique* — Il nous reste à dire quelques mots d'une tentative d'explication de la photosynthèse chlorophyllienne basée sur le phénomène connu des physiciens sous le nom d'*effet photoélectrique*. Rappelons qu'il s'agit du

dégagement d'électricite par certains corps s
l'influence de la lumière, l'expérience fondam
tale consiste à charger d'électricité positive un
teau métallique relié à un électroscope à feui
d'or, si on vient à éclairer le plateau avec
lumière riche en radiations ultra-violettes, c
d'un arc électrique par exemple, les feuilles d'o
rapprochent, témoignant d'une perte d'électric
si le plateau est électriquement neutre au débu
se charge d'électricité positive sous l'action de
lumière, dans les deux cas il y a perte d'electri
negative

Ce sont les métaux alcalins et leurs amalgam
puis le magnésium, l'aluminium et le zinc pour
quels le phénomène est le plus intense, les rad
tions ultra-violettes sont ordinairement les seu
à agir, mais dans le cas des métaux alcalins l'ém
sion d'électricité négative a même lieu sous l'act
de radiations visibles.

On sait que la théorie électronique considère
atomes chimiques comme constitués par un ag
gat de particules matérielles (hydrogene) élec
quement positives, reliées entre elles électrost
quement par l'interposition d'electrons formant
sorte de ciment et qu'on peut regarder comme
atomes d'électricité négative Dans le phénom
de l'effet photoelectrique il s'agirait d'une mise
liberté d'électrons et la force vive de ceux-ci po
rait être utilisée pour la production de diver
réactions; l'énergie lumineuse serait donc de la so
transformée en énergie chimique

C'est en invoquant l'effet photoelectrique qu'o

pu expliquer la formation des images latentes dans les plaques photographiques, on a montré que ces images sont capables de se produire à des températures extrêmement basses, voisines du zéro absolu (— 273°), ce qui exclut l'idée de transformations chimiques ordinaires, il pourrait par contre s'agir d'un déplacement d'électrons, d'où résulterait une ionisation apparaissant lors de l'emploi d'une substance révélatrice

Les substances sensibilisatrices agiraient également par l'effet photoélectrique qui leur est propre et ainsi pourrait s'expliquer l'expérience que nous avons relatée plus haut et dans laquelle la chlorophylle incorporée à du bromure d'argent rend celui-ci sensible aux radiations rouges.

On a été ainsi amené à se demander si pour la fonction chlorophyllienne il ne s'agissait pas d'un cas particulier d'effet photoélectrique, nous avons dit que la chlorophylle est une substance fluorescente, or les recherches des physiciens ont montré qu'il existait un parallélisme très net entre la fluorescence et l'effet photoelectrique, la fluorescence est toujours l'indice d'une faible fixité de certains électrons; d'autre part le magnésium est un métal présentant un effet photoélectrique marqué et nous savons qu'il entre dans la constitution de la molécule chlorophyllienne, mais il était nécessaire de s'assurer directement si le pigment vert assimilateur donnait lieu à l'effet photoélectrique et pour quelles radiations. C'est l'objet d'un travail récent (1920) de Dixon et Poole, les auteurs ont pu mettre en évidence un effet photoelectrique

appreciable à partir d'une plaque de cuivre enduite de chlorophylle, sous l'action de la lumière produite par un arc electrique, par contre ils n'ont pu observer le phenomene en question en faisant intervenir de la lumière rouge, les radiations les plus efficaces dans l'assimilation chlorophyllienne sont donc incapables d'arracher à la molécule de chlorophylle certains de ses électrons et de permettre à ceux-ci de déterminer par leur force vive la dissociation du gaz carbonique.

Dixon et Poole arrivent ainsi a l'idée que la lumière absorbée par la chlorophylle n'est capable de produire un déplacement d'électrons qu'à l'intérieur du système moléculaire du pigment lui-même ; en d'autres termes, ils sont amenés à regarder la chlorophylle comme prenant une part directe aux réactions qui aboutissent à la décomposition du gaz carbonique, nous revenons ainsi, avec un autre langage, à l'explication chimique que nous avons considérée tout d'abord

## H. — ASSIMILATION CHIMIOSYNTHÉTIQUE DU GAZ CARBONIQUE

Nous avons opposé les plantes vertes ou plantes autotrophes aux plantes dépourvues de chlorophylle ou hétérotrophes, les premières sont capables de réaliser la synthèse des substances ternaires à partir du gaz carbonique de l'air, grâce à l'intervention de la lumière (*photosynthèse*), les secondes effectuent leur nutrition carbonée à partir

de composes organiques élaborés par les plantes vertes Cette distinction n'est cependant pas absolue, il existe à cet égard une exception remarquable correspondant aux bactéries nitreuses et nitriques, elles aussi sont capables d'emprunter leur carbone à des combinaisons minérales, en l'espèce à des carbonates, mais elles réalisent cette réaction par l'intervention d'une énergie chimique, il s'agit d'une *assimilation chimiosynthétique*

Les bactéries nitreuses (*Nitrosomonas, Nitrosococcus*) déterminent l'oxydation des sels ammoniacaux et donnent naissance à des nitrites, les bactéries nitriques (*Nitrobacter*) oxydent à leur tour les nitrites et les transforment en nitrates. Or ces organismes, contrairement à ce qui se passe pour toutes les autres bactéries connues, peuvent se cultiver dans des milieux exclusivement minéraux, tels que les suivants

| | |
|---|---|
| Eau . . . . | 1 000 |
| Phosphate bipotassique. . . | 1 |
| Sulfate de magnésium | 0, 5 |
| Carbonate de magnésium . . | 0, 5 |

auquel on ajoute pour les bactéries nitreuses 0,2 % de phosphate d'ammoniaque, et, pour les bactéries nitriques 0,2 % de nitrite de potassium ou d'ammonium Nous reviendrons ailleurs, à propos du phénomène de nitrification dans le sol, sur ces organismes que WINOGRADSKY a pu isoler précisément en se servant de la particularité qu'ils présentent de se développer dans un milieu purement minéral, où les autres bactéries sont incapables de se multiplier. Mais dès maintenant ces

bactéries attirent notre attention par le fait que c'est le carbonate introduit dans le milieu de culture qui constitue leur source de carbone, la fixation de celui-ci n'est nullement liée à la lumière et l'énergie nécessaire à ce phénomène doit être recherchée dans l'oxydation que subissent les matières azotées

Winogradsky a pu constater en effet que le gain en carbone est proportionnel a la quantité d'azote oxydé et que pour 1 milligramme de carbone assimilé par les bactéries nitriques il est nécessaire que 33-37 milligrammes d'azote soient oxydés ; il en résulte que la croissance des végétaux en question et assez lente, il faut en effet 65 jours pour obtenir une récolte de 250 grammes de matière fraîche, correspondant a la fixation de 22 milligrammes de carbone

Le qualificatif d'autotrophe n'est donc pas absolument synonyme de chlorophyllien et les plantes auxquelles il s'applique comprennent deux groupes d'importance d'ailleurs très inégale :

1° Les plantes pourvues d'un pigment assimilateur et utilisant pour la fixation du carbone l'énergie solaire,

2° Les bactéries nitreuses et nitriques auxquelles correspond un phenomène de chimiosynthese

# CHAPITRE III

## LES RÉSERVES SUCRÉES

### 1 Sève élaborée. — Liber

Nous avons vu que toute cellule chlorophyllienne élabore à la lumière des composes sucrés, ceux-ci sont à chaque instant en partie utilisés par la cellule dans diverses reactions, dont les unes aboutissent à une production d'energie (nous apprendrons à les connaître sous le nom de phénomènes respiratoires) et dont les autres conduisent à la formation de nouvelles quantités de protoplasme et par suite à celle de nouveaux éléments cellulaires Si, au lieu d'une cellule verte isolée, nous considérons une plante supérieure à chlorophylle, nous constatons que l'assimilation du carbone ne se produit que dans des organes speciaux, surtout les feuilles, les cellules vertes de ces organes réalisent la synthèse des sucres nécessaires à la plante et, si les cellules chlorophylliennes se comportent comme des éléments autotrophes, toutes les cellules incolores du végétal sont, au point de vue de la nutrition, sous la dépendance des premieres, elles sont hétérotrophes.

L'analyse comparée des sucres contenus dans e feuilles a la fin d'une journée et au début de l journee suivante nous a montré que ces substance émigrent veis la tige, le phénomène est continu mais il apparaît surtout pendant la nuit parc que les sucres ne sont pas alors remplacés par un nouvelle synthèse, à cette circulation des sucres sous forme de substances solubles, correspond u tissu spécial, constitue par les *vaisseaux criblés* d liber

Dans une tige qui possède encore ou qui gard toujours la structure dite primaire, le liber form une region qui est extérieure à chaque faisceai ligneux, lorsqu'il se constitue des formations libé riennes secondaires celles-ci constituent une zon extérieure au bois secondaire et chaque année i apparaît une couche libérienne en même temp qu'une couche ligneuse, les deux régions son separees par le méristème secondaire, c'est à dii par une region de cellules en voie de division e qui se différencient, d'après ce que nous venons de dire en eléments ligneux vers le dedans, en éle ments libériens vers le dehors

Le liber est constitué par des cellules parenchy-mateuses sans caractères spéciaux, peut présentei des éléments fibreux de soutien, mais est avant tout caracteiise par les vaisseaux ou tubes criblés, dont le diamètre, ordinairement inférieur à celui des vaisseaux du bois, varie de 10 a 50 μ.

Les tubes criblés sont formes de cellules allongées parallèlement à l'axe de l'organe, les parois transversales qui les séparent présentent une ou

plusieurs plages qu'on a comparées à des crib
(fig 48, *cr*), la paroi cellulosique y est assez mi
et percée de nombreux pores qui permettent u

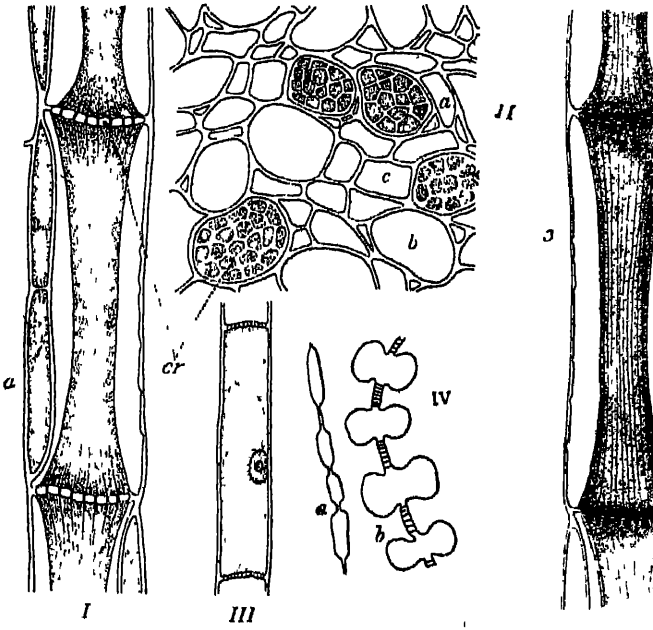



Fig 48 — Tubes criblés de Courge.
I, tube criblé coupé longitudinalement, II, région libérien
avec 4 cribles *cr*, 3, tube criblé à travers les cribles duq
une matière mucilagineuse passe de haut en bas

communication directe d'une cellule à une aut
d'un vaisseau libérien, à l'inverse des vaisseau
ligneux ces éléments, conducteurs de la *sève él*
*borée*, restent vivants au moins pendant une saiso

à l'automne, les cribles s'obturent par un dépôt local de callose, constituant le *cal*

La callose n'est pas connue au point de vue de sa composition chimique, peut-être se rapproche-t-elle à ce point de vue des composés pectiques, elle est insoluble dans l'oxyde de cuivre ammoniacal, même après un traitement par les acides ; elle ne donne pas de coloration avec le chloroiodure de zinc, ni avec les colorants caractéristiques des composés pectiques, elle est soluble dans la soude à 1 % et dans l'ammoniaque, elle fixe particulièrement bien le bleu d'aniline

Chez les plantes vivaces, le cal disparaît au printemps suivant, permettant une nouvelle circulation des produits élabores par l'assimilation chlorophyllienne si les cellules restent vivantes, ou simplement une circulation aqueuse si ces élements se réduisent à leur membrane par disparition du protoplasme.

Le contenu des vaisseaux cribles, dont la réaction est souvent alcaline, apparaît très riche en matières organiques, lorsqu'il s'y trouve des grains d'amidon, colorables en bleu ou en rouge par l'iode, on les voit disposés dans la partie inférieure des cellules, comme s'ils etaient entraînes dans cette région par un courant de matieres cellulaires s'effectuant de haut en bas, mais on pourrait aussi bien invoquer, pour expliquer le fait, une densité particulièrement grande des grains en question, une observation de Lecomte, concernant les tubes criblés de Courge, est à cet égard plus démonstrative ; il s'agit de productions de nature mucilagi-

neuse faisant hernie d'une cellule à l'autre, à travers les pores d'un crible, mettant ainsi en évidence un passage de matériaux d'une cellule supérieure à une cellule inférieure (fig 48, 3)

D'ailleurs, si les données histologiques nous incitent à regarder les tubes criblés comme assurant la circulation des matériaux émigrant des feuilles, des expériences directes nous en indiquent le rôle d'une manière encore plus convaincante Décortiquons une tige feuillée en été sur une certaine longueur, en enlevant aussi un anneau de tous les tissus extérieurs au bois, on constate que bientôt les tissus périphériques situés en dessous de cette zone ne tardent pas à se flétrir et à se dessécher, par contre il se produit, au dessus de la région décortiquée, une prolifération des tissus, se traduisant par la formation d'un bourrelet ; il est facile de voir que ce sont les éléments du liber qui contribuent à la formation de ce nouveau tissu, de plus on constate que, s'il existait de l'amidon dans la moëlle de la tige, celui-ci disparaît en dessous de l'anneau de décortication et augmente au contraire dans la région supérieure.

Ce dernier fait correspond à une accumulation générale des sucres dans la portion du végétal située au dessus de la région décortiquée, on peut s'en rendre compte en opérant vers le mois de mai une décortication annulaire au voisinage du collet d'un Poirier et en comparant les quantités totales de sucres contenues ultérieurement dans la racine, la tige et les feuilles de cet arbre avec celles qui existent dans les organes correspondants d'un

arbre semblable, mais non décortiqué et servant de témoin.

| DATES | RACINE | | TIGE | | FEUILLES | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | témoin | décortiqué | témoin | décortiqué | témoin | décortiqué |
| 16 Juin | 28 | 17 | 24 | 29 | 19 | 26 |
| 4 Août | 29 | 18 | 25 | 27 | 18 | 25 |
| 24 Septembre | 34 | 21 | 26 | 30 | 17 | 29 |
| 1er Décembre | 29 | 17 | 25 | 26 | » | » |

On voit que les racines sont sensiblement plus pauvres en substances sucrées pour l'arbre décortiqué, qu'il s'est au contraire produit une accumulation des matières hydrocarbonées dans la tige et encore plus dans les feuilles On comprend ainsi qu'on puisse obtenir une augmentation de recolte appréciable pour des fruits lorsqu'on vient à opérer une décortication annulaire de la branche qui les porte dans une région située plus bas que celle où s'insèrent les fruits , cette opération est pratiquée par exemple pour le raisin, les pommes et les poires

De tout ce qui précède, il résulte donc bien que les tissus chargés de conduire les substances nutritives élaborées par la fonction chlorophyllienne sont localisés dans la région extérieure au bois , on n'obtient d'ailleurs plus les résultats précédents, et rien n'est changé à l'allure présentee par la tige, si la décortication annulaire est moins profonde et

n'intéresse que les tissus extérieurs au liber, c'est ce dernier qui est actif dans la conduction de la sève élaborée

On peut obtenir des résultats analogues en remplaçant la décortication annulaire par une constriction qui écrase tous les tissus extérieurs contre le bois ; c'est là un phénomène qui se produit fréquemment lorsqu'une tige vivace a été attachée à un support à l'aide d'un fil métallique, par la croissance même de la tige, les tissus parenchymateux extérieurs se trouvent graduellement comprimés et on voit se produire un gros bourrelet au dessus de l'étranglement ainsi réalisé Dans la pratique du bouturage, qui consiste à mettre une tige sectionnée en contact par sa base avec un sol humide ou même de l'eau, il s'effectue aussi une multiplication cellulaire dans la région libérienne inférieure

L'expérience a cependant montré que certaines espèces végétales ne souffrent pas de la décortication annulaire et ne présentent pas la formation du bourrelet que nous avons signalé, or il se trouve que ces plantes sont précisément celles qui possèdent, en outre du liber normal extraligneux, des faisceaux libériens intraligneux ou périmédullaires qui, en raison de cet emplacement exceptionnel, ne sont pas intéressés dans l'opération de la décortication annulaire et suffisent à assurer la fonction dévolue au tissu criblé.

Signalons encore un argument fourni par la pathologie végétale et plaidant aussi en faveur du rôle que nous venons d'attribuer au liber, dans la maladie de la Pomme de terre qui détermine l'en-

roulement des feuilles, on constate que le tissu libérien est attaqué et assez rapidement détruit, or on voit s'accumuler une grande quantité d'amidon dans le parenchyme foliaire, comme à la suite d'une rupture de continuité produite dans le liber

Enfin j'ai fourni un argument d'une autre nature en faveur de la signification physiologique que nous avons reconnue aux vaisseaux libériens, il consiste en ce que ces éléments apparaissent d'autant plus nombreux qu'il existe une plus grande quantité de substances organiques circulant dans la plante ou dans l'organe considéré, c'est ainsi que chez le Radis et l'Ipomée le liber augmente en raison du glucose qu'on fait absorber à la plante

Il est très vraisemblable que les vaisseaux libériens doivent être regardés comme assurant un transport relativement rapide des matières organiques, mais, à partir d'eux, il se produit une circulation plus lente, s'effectuant d'une cellule à une autre, soit par l'intervention des fines communications protoplasmiques dont nous avons décrit ailleurs la structure et indiqué le rôle, soit même a travers la membrane complexe des éléments cellulaires.

### 2 Notion de réserve

Que nous considérions les substances sucrées dans la cellule qui les a fabriquées ou dans une cellule quelconque de la plante où elles ont été transportées, il arrive fréquemment que leur consommation est inférieure à leur production ou à leur apport, le surplus correspond à la notion de réserve

C'est une réserve de sucre qui s'effectue dans la cellule verte ou nous voyons de l'amidon s'accumuler pendant le jour, mais il s'agit ici d'une reserve de courte durée, d'une reserve *transitoire*, puisque l'amidon disparaît pendant la nuit qui suit sa formation On peut observer des réserves qui restent inemployees un temps beaucoup plus considérable, c'est ainsi qu'il s'emmagasine du saccharose dans les tiges du Mais et de la Canne à sucre pendant toute la période de développement végétatif de ces plantes, ce saccharose est d'ailleurs utilisé la même annee pour assurer la formation des organes sexuels et des fruits

D'autres réserves encore plus *durables* ne sont consommées que l'annee qui suit leur formation ; entre les deux phases de production et d'utilisation se place un arrêt de la végétation, c'est ce qui arrive pour les graines, ainsi que pour les tubercules de Betterave, de Pomme de terre, etc Mais l'intervalle de temps qui separe l'utilisation des réserves de leur formation peut encore être beaucoup plus considérable, comme il arrive pour beaucoup de graines et comme c'est le cas pour des plantes telles que l'*Agave* qui emmagasine d'une manière continue des réserves dans ses feuilles epaisses, pour ne les consommer que lorsque la plante a atteint environ l'âge de cinquante ans, auquel se produit la floraison et se constituent les graines, on voit dans cette phase, qui précède de peu la mort de la plante, les feuilles se vider et par suite se rider et se flétrir

La notion de réserve est donc difficile à preciser

au point de vue du temps, mais au point de vue chimique il s'agit le plus souvent de substances relativement complexes, qui ne sont pas utilisables telles quelles et qui ont besoin, pour pouvoir être consommées, d'être transformées en substances plus simples, nous etudierons ailleurs la nature de cette transformation et son mécanisme, nous nous contenterons ici de rechercher comment les réserves sucrées s'accumulent dans les différents organes des végétaux, un certain nombre d'exemples nous montrera la généralité du phénomene et l'uniformité de son allure, nous considererons tout d'abord à cet égard les tubercules

### 3 Formation des réserves de sucre dans le tubercule de la Betterave

On sait que la Betterave cultivée est une plante bisannuelle, au cours de la première année de végétation la racine principale et la tige se renflent beaucoup (fig. 49) et emmagasinent dans leurs cellules parenchymateuses une grande quantité de sucre, constitué presque uniquement par du saccharose, et dont l'origine se trouve dans l'activité chlorophyllienne présentée par les feuilles, la teneur des tubercules de Betterave en saccharose peut atteindre 18 % de substance fraîche ou 90 % de substance sèche ; la seconde année la tige qui est restée jusqu'alors très courte s'allonge pour donner naissance à l'appareil florifère et les graines se constituent aux dépens des réserves accumulées l'année précédente et des produits élabores par les

nouvelles feuilles au cours de la deuxième année

Les limbes foliaires de la Betterave renferment à la fois de l'amidon, du saccharose ainsi que des sucres réducteurs, glucose et lévulose, comme pour la Capucine on peut considérer que l'amidon et le saccharose sont les produits de l'assimilation chlorophyllienne et que les sucres réducteurs en dérivent par dédoublement, le levulose étant d'ailleurs toujours en excès par rapport au glucose, parce que ce dernier, élément essentiel de la respiration, disparaît plus rapidement.

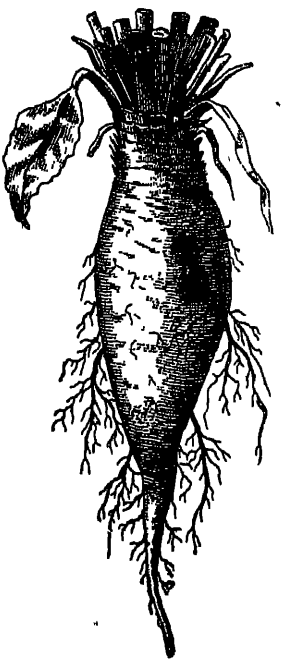


Fig 49 — Tubercule de Betterave

H Colin donne pour les sucres du limbe foliaire de la Betterave, analyse à 5 heures du soir, la composition moyenne qui suit, rapportée à 100 grammes de substance fraîche.

| | | |
|---|---|---|
| Amidon | 0,20 | |
| Saccharose | 0,21 | 1,38 |
| Sucres réducteurs | 1,17 | |

le rapport du sucre réducteur ou saccharose est

ainsi de 5,57, le rapport de glucose au lévulose étant lui-même de l'ordre de 0,7

De son côté le tubercule contient presque uniquement du saccharose, sans que cependant le réducteur fasse complètement défaut, le rapport du reducteur au saccharose est ici souvent voisin de 0,03, soit pour 100 grammes de substance fraîche 0gr36 de réducteur et 12 grammes de saccharose, ce rapport est du reste variable avec les races et plus considérable pour les souches jeunes

Il existe donc une très grande différence dans la composition des sucres considérée dans le limbe et dans le tubercule, et la question s'est posée de savoir comment s'effectuait l'accumulation du saccharose dans la souche aux dépens des produits de l'assimilation chlorophyllienne A Girard en montrant que les feuilles de la Betterave, exposées à la lumière, se chargent de saccharose, est venu ruiner l'opinion d'après laquelle le saccharose qu'on trouve dans la feuille provient de la souche, il a été conduit à admettre que c'est le saccharose élaboré par la feuille qui est emmagasiné tel quel par le tubercule, alors que le réducteur reste en quantité sensiblement constante dans le limbe En fait si le saccharose augmente à la lumiere dans la feuille, on le voit diminuer pendant la nuit, même lorsque celle-ci est détachée de la plante, il s'effectue donc une transformation du saccharose dans la feuille à l'obscurité, indépendamment de toute relation avec la souche et, si l'expérience dure suffisamment longtemps, le réducteur subit à son tour une diminution et tend à disparaître, on est amené à recon-

naître pour le saccharose de la feuille de Betterave deux phenomenes inveises, l'un de synthèse se produisant a la lumière, l'autre d'hydrolyse indépendant des conditions d'eclairement, on doit alors se demander si ce ne sont pas, au moins en partie, les sucres reducteurs qui émigrent veis le tubercule et s'y polymérisent sous forme de saccharose, c'est l'opinion de DE VRIES et de MAQUENNE, à laquelle H COLIN vient d'apporter de nouveaux arguments

L'intermédiaire morphologique existant entre le limbe et la souche est constitué par le pétiole, on peut considérer cet organe comme jouant avant tout un rôle de conduction, car il presente peu de chlorophylle, or, comparons la composition en sucres solubles du limbe, du sommet et de la base du pétiole, enfin de la souche, on a des nombres qui donnent pour le rapport du saccharose au reducteur des valeurs de l'ordre de celles que je transcris ci dessous

| | | |
|---|---|---|
| Limbe | | 0,50 |
| Pétiole | sommet | 0,15 |
| | base | 0,13 |
| Tubercule | | 33 |

D'une maniere générale le rapport du saccharose au réducteur va en diminuant du limbe au collet et dans cette dernière région le melange des sucres solubles est surtout constitue par des sucres réducteurs, à moins d'admettre pour les cellules du collet des propriétés électives spéciales de perméabilité en ce qui concerne les différentes espèces de sucres on est amené à admettre que ce qui s'accu-

mule dans la souche est un mélange de saccharose non modifié et de réducteur qui doit se polymériser avant d'être emmagasiné par le pivot

Fig 50 — Tubercules de Pomme de terre développés sur une jeune plante provenant de semis

Ce qui est particulièrement remarquable dans le cas de la Betterave c'est le fait que la composition

vante pour donner naissance à une nouvelle plante Or considerons un pied de Topinambour au mois d'août lorsque la tige a presque atteint sa taille défi-

Fig. 51 — Tubercule de Topinambour

nitive et que le tubercule mère s'est complètement vidé, les feuilles contiennent une grande quantité d'amidon, de sucres réducteurs et un peu de sac-

charose, jamais il ne s'y rencontre trace d'inuline, non plus que dans le pétiole, le pouvoir rotatoire du jus des feuilles est toujours positif

Dans les tubercules au contraire on observe qu'une petite quantité de réducteur et de saccharose, et les différentes inulines y existent en grande abondance, TANRET a dosé dans 1 litre de jus obtenu à partir de tubercules ayant passé l'hiver, les quantités suivantes de sucres

| | |
|---|---|
| Inuline | 52gr |
| Pseudoinuline | 0,6 |
| Inulénine | 24 |
| Hélianthénine | 14,4 |
| Synanthrine | 122 |
| Saccharose | 30 |
| Réducteur | 9 |
| TOTAL | 252gr |

Mais l'inuline n'apparaît pas exclusivement dans le tubercule, si on soumet le suc de la tige à l'examen polarimétrique, on constate qu'il présente tout d'abord un pouvoir rotatoire positif décroissant du sommet vers le milieu de la plante, et un pouvoir rotatoire negatif vers la base, plus tard ce pouvoir est négatif à toutes les hauteurs et l'analyse chimique permet de se rendre compte que c'est à la formation de l'inuline qu'est due cette variation, ce sont donc des principes dextrogyres qui servent à l'elaboration des substances lévogyres que sont les inulines Au fur et à mesure qu'on s'eloigne des feuilles pour se rapprocher des tubercules, on voit que le rapport de l inuline au sucre total augmente constamment, ainsi que l'a etabli H COLIN

| ORGANES | QUANTITÉS DE SUCRES POUR 100 DE SUBSTANCE FRAICHE | | | | RAPPORT DE L'INULINE AU SUCRE TOTAL |
|---|---|---|---|---|---|
| | Amidon | Saccharose | Réducteur | Inuline | |
| Parenchyme foliaire. . | 1,84 | 0,20 | 0,09 | 0 | 0 |
| Nervure médiane | 0,93 | 0,09 | 0,31 | 0 | 0 |
| Pétiole | 0,50 | 0,14 | 0,24 | 0 | 0 |
| Tige Sommet | | 0,22 | 0,54 | 0,15 | 0,15 |
| Tige Milieu | | 0,19 | 0,10 | 0,74 | 0,63 |
| Tige Base | 0 | 0,40 | 0,08 | 1,86 | 0,69 |
| Racine pivotante | 0 | 0,57 | 0,09 | 4,39 | 0,75 |
| Stolons | 0 | 0,75 | 0,07 | 6,57 | 0,82 |
| Petits tubercules . | 0 | 0,85 | 0,07 | 7,42 | 0,81 |
| Gros tubercules | 0 | 0,54 | 0,06 | 6,31 | 0,85 |

On ne peut donc rien conclure de la connaissance des hydrates de carbone contenus dans la feuille à la nature des réserves sucrées de la plante correspondante et les recherches de H Colin sur d'autres végétaux à inuline montrent également cette indépendance; les faits concernant à cet égard le Dahlia, l'Aunée, la Chicorée ne se distinguent de ceux que nous venons de rapporter que par des variations de détail.

Les feuilles de Dahlia ne présentent, pas plus que celles de Topinambour, trace d'inuline et ce produit fait également défaut dans la tige qui est pauvre en sucres, ce n'est que dans les tubercules, qui sont ici formés à partir de racines adventives (fig 52), que s'effectue la condensation des sucres à l'état de lévulosanes, mais c'est encore aux dépens de substances dextrogyres que se constitue la réserve

hydrocarbonée L'Aunée se comporte de même en ce qui concerne l'accumulation de l'inuline qui a lieu dans la racine

Chez la Chicorée il existe une racine pivotante

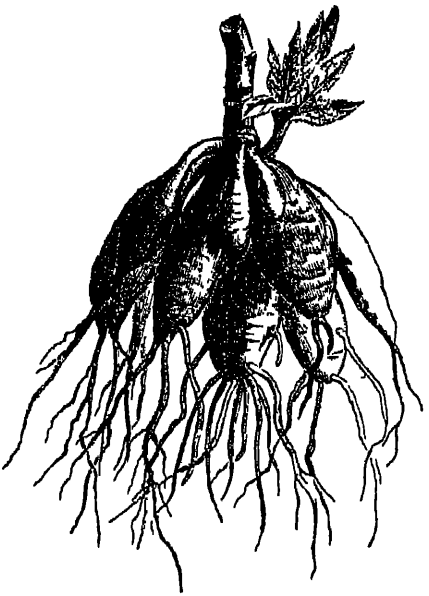


Fig 52 — Racines adventives tubérisées du Dahlia réserve d'inuline)

riche en inuline et les feuilles sont radicales, communiquant par conséquent très directement avec la souche, un travail de von Grafe et Vouk amenait à penser que la plante en question se comporte d'une manière différente des précédentes et qu'il se for-

mait de l'inuline dans la feuille, reprenant la ques tion H Colin a montre qu'il n'en etait rien; ic encore le limbe élabore des sucres dont l'ensembl presente un pouvoir rotatoire positif et qui émigren dans le pétiole sous forme d'hexoses, ce n'est qu'a collet que brusquement on se trouve en présenc d'inuline, comme cela se produit dans la Betterav pour le saccharose Mais, alors que pour cette der nière plante une partie du saccharose du pivot peu être considéré comme provenant du saccharose qu a subsiste sans modification jusqu'a la base du pe tiole, la reserve tout entière de la racine de la Chi coree provient d'un phénomène de polymérisation

Quel est le mécanisme de cette condensation de sucres dans les organes de réserve? On l'ignore mais nous verrons ailleurs, à propos des action diastasiques, de quelle sorte de faits se rapprochen ceux que nous venons de considérer Quoi qu'il e soit, la polymerisation des sucres à l'interieur d'u organe de réserve a comme consequence d'augmen ter la quantite de substance qui peut s'accumule dans un volume donne de l'organe considéré san augmenter la pression osmotique, Maquenne constaté que celle-ci est sensiblement égale pou une cellule du limbe de Betterave et pour une cel lule de parenchyme du tubercule, mais alors qu pour la feuille la pression correspond à un mélang de saccharose et de reducteur, elle est produit dans le pivot uniquement par le saccharose, c'est dire par une substance de poids moleculaire sensi blement double de celui du réducteur, une mole cule de saccharose n'exercera donc qu'une pres

sion a peu près deux fois plus faible que celle qui correspond aux deux molecules de réducteur qui lui ont donné naissance Il est clair que l'accumulation des substances sucrées peut être encore plus considérable quand il se constitue une réserve solide telle que l'amidon qui n'exerce plus aucune pression osmotique.

### 5 Autres exemples de tubercules

Il existe un très grand nombre de plantes supérieures présentant des tubercules, qui ne diffèrent de ceux que nous venons de considérer que par la nature des réserves qui s'y accumulent, citons en seulement quelques exemples

Leclerc du Sablon a etudie les modifications qui interviennent dans la composition des substances hydrocarbonées du tubercule de Colchique, il s'agit ici d'un tubercule caulinaire bisannuel qui se constitue pendant l'automne, l'hiver et le printemps suivant, pour passer a l'état de vie ralentie durant l'eté, c'est pendant l'automne suivant, l'hiver et le printemps de la seconde année qu'il est utilisé pour la formation des fleurs et des fruits

Les feuilles de Colchique, qui n'existent que pendant l'hiver et le printemps cedent au tubercule du saccharose et celui-ci se condense sous forme d'amidon ; l'analyse effectuee à divers stades du développement du tubercule donnent les compositions suivantes pour les différentes catégories de sucres ,

| | Réducteur | Saccharose | Dextrine | Amidon |
|---|---|---|---|---|
| | — | — | — | — |
| 14 mars | 2 | 24 | 7 | 15 |
| 31 mai | 1 | 2 | 5 | 57 |
| 5 juillet | 0,3 | 1 | 2 | 68 |

Il n'y a donc presque plus que de l'amidon au mois de juillet dans le tubercule de Colchique, les autres substances, sucres réducteurs, saccharose, dextrine, s'étant toutes polymerisées.

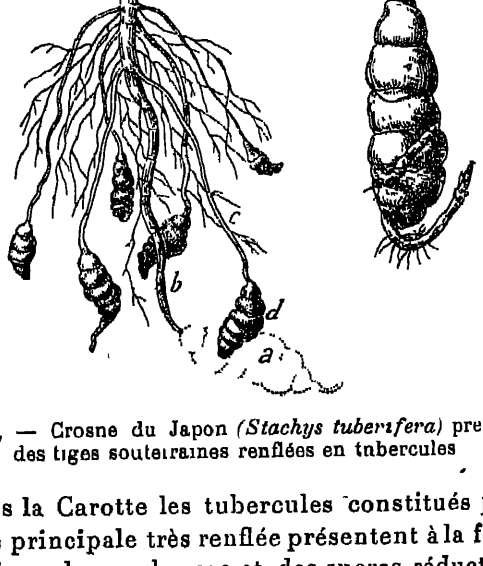



Fig 53. — Crosne du Japon *(Stachys tuberifera)* presentant des tiges souterraines renflées en tubercules

Dans la Carotte les tubercules constitués par la racine principale très renflée présentent à la fois de l'amidon, du saccharose et des sucres réducteurs, ceux du Crosne (*Stachys tuberifera*) (fig. 53), constitues par une sorte de chapelet correspondant a une

série d'entre nœuds très renflés, ne contiennent pas d'amidon, mais du stachyose, tétrasaccharide, et une galactane Dans les tubercules d'Orchidées (fig. 54) c'est un mélange d'amidon et de mucilage (salep) qu'on observe, ce sont d'ailleurs des cellules différentes qui contiennent ces deux sortes de réserves Dans les énormes racines tubérisées du *Manihot utilissima* il existe des quantités importantes de fécule utilisée pour la préparation du manioc et du tapioca. De même les tubercules de l'*Ipomæa Batatas* et du *Dioscorea Batatas* (fig 55) contiennent jusqu'à 15 % d'amidon

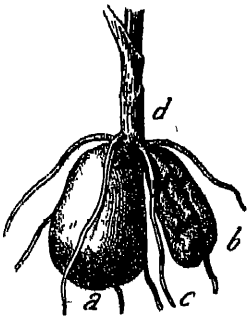



Fig. 54 — Tubercules d'*Orchis*, *a*, tubercule de formation récente, *b*, tubercule flétri dont les réserves ont été utilisées pour le développement de la plante de l'année

### 6 Bulbes

Il n'est pas que les tiges et les racines qui soient susceptibles d'accumuler des réserves en quantité importante. les feuilles peuvent également remplir cette fonction et la chose est particulièrement frappante dans le cas des bulbes, constitués par une série de feuilles modifiées, emboîtées les unes dans les autres et devenant charnues (fig. 56), les bulbes sont surtout fréquents dans la famille des Liliacées

où ils constituent l'organe de reproduction végétative.

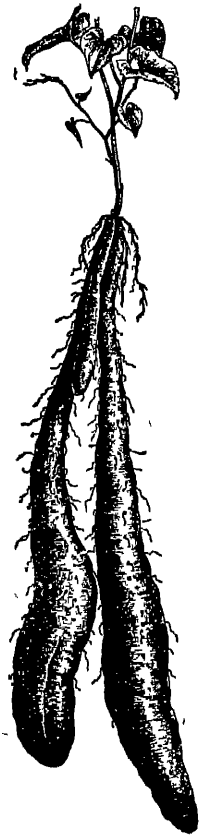


Fig 55 — Tubercules de *Dioscorea Batatas*.

Si on considère par exemple le bulbe d'Oignon (*Allium Cepa*) au cours de sa formation, on constate que les sucres réducteurs y sont d'abord prédominants, puis que le saccharose augmente plus rapidement et représente au mois de septembre, époque à laquelle le bulbe passe a l'état de vie ralentie, les 2/3 du sucre total, les teneurs, rapportées à 100 de substance sèche, sont e

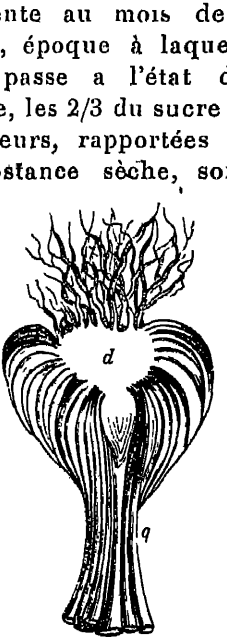



Fig 56 — Bulbe de Lis coupé longitudinalement.

effet les suivantes à trois époques successives du développement (Leclerc du Sablon)

| | Sucres réducteurs | Sucres non réducteurs |
|---|---|---|
| 6 juin | 8 | 2 |
| 10 août | 24 | 8 |
| 10 septembre | 10 | 21 |

Ici encore, c'est donc sous forme de réducteur que les sucres arrivent au bulbe, puis il s'opère une transformation amenant la formation de saccharose

Dans d'autres bulbes, tels que celui de Jacinthe, il s'adjoint aux sucres solubles précédents des dextrines et de l'amidon

| | Réducteur | Saccharose | Dextrine | Amidon |
|---|---|---|---|---|
| 18 janvier | 4 | 11 | 18 | 5 |
| 27 mars | 3 | 10 | 22 | 16 |
| 27 mai | 0,3 | 1 | 26 | 29 |

Au moment où le bulbe entre en vie ralentie, la majeure partie des reserves est constituee par un melange de dextrine et d'amidon, il se passe quelque chose de semblable à ce que nous avons vu se produire dans le tubercule de Colchique, avec cette différence qu'une bonne partie des dextrines n'aboutit pas à la formation d'amidon, tous les degrés de condensation des sucres s'observent ainsi dans l'ensemble des organes de réserve Dans plusieurs bulbes, tels que ceux du Lis, les réserves sucrées sont formées par de l'amidon et des mannanes

### 7 Organes végétatifs de réserve moins différenciés

Toutes les réserves que nous venons de cor
déi er correspondent à des organes nettement di
ienciés au point de vue morphologique ; il s'a
d'une tubérisation intense et nettement localis
la transformation n'est pas toujours aussi tranch
C'est ainsi que beaucoup de tiges souterrai
contiennent des reserves hydrocarbonees et s
épaissies, mais d'une manière constante, il s'a
des *rhizômes* qui se comportent physiologiquem
d'une façon tout à fait comparable aux tubercu
et aux bulbes, dans le Sceau de Salomon (fig. 5
l'Iris, les Gentianes, les rhizômes sont assez epa
mais chez certaines espèces telles que le Chiend
(*Agropyrum repens*), ils ne sont pas sensiblem
plus gros que les tiges aériennes, et ils ne se d
tinguent plus guère de celles-ci que par le f
qu'ils sont pérennents et assurent la reprise
végetation au sortii de l'hiver

Les réserves sucrées des rhizômes sont les mêm
que celles qu'on observe dans les tubercules et
bulbes, certains de ces organes fournissent
la fécule en assez grande quantité et sont de ce f
utilisés par l'homme, c'est le cas du rhizôme
*Maranta arundinacea* qui donne l'*arrow-root*
saccharose est également fréquent dans les rh
zômes, ainsi que les galactanes (Gentiane), le rh
zôme de Chiendent contient de la mannite

Mais il n'est pas nécessaire que la tige pren
des caractères morphologiques spéciaux, ni mêr

qu'elle passe à l'état de vie ralentie pendant l'hiver pour contenir des reserves, toutes les plantes annuelles emmagasinent des substances sucrées pendant la première période de leur développement

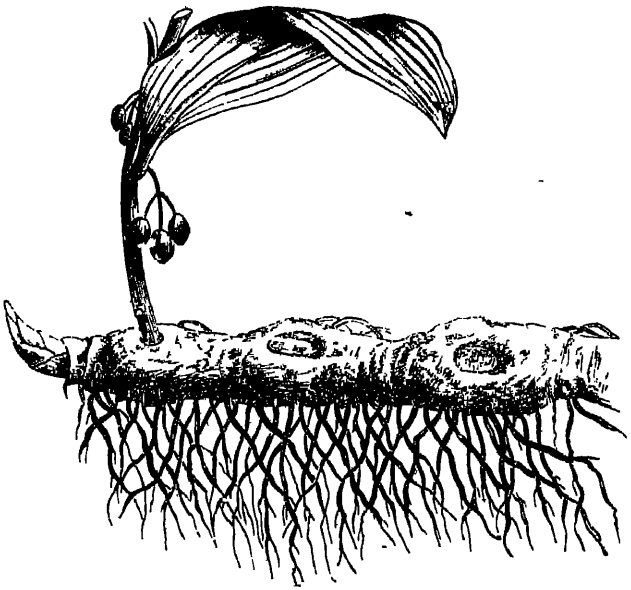


Fig. 57. — Tige souterraine (rhizôme) du Sceau de Salomon (*Polygonatum*)

pour les utiliser au moment de la floraison et de la fructification, seule l'intensité du phénomène varie, il est particulièrement accentué dans la Canne à sucre, le Sorgho, le Maïs, dont les tiges accumulent du saccharose dans tout le parenchyme de leurs entre nœuds, c'est surtout dans la région située en

dessous de la zone de croissance que la teneur en saccharose est considérable, plus haut la proportion des sucres réducteurs est plus importante

Les arbres contiennent également des réserves sucrées dans leur tige sans que celle-ci offre la moindre différenciation morphologique, c'est ainsi que la tige du Sagoutier (Palmier) a un moelle très riche en une réserve amylacée (Sagou) Leclerc du Sablon a étudie les réserves sucrees qui se constituent de même périodiquement dans les tiges et racines des arbres de nos régions et principalement dans le bois jeune, il s'agit d'amidon, dont on peut mettre en évidence l'existence dans les cellules parenchymateuses, de sucres solubles et aussi de cellulose facilement attaquable, qui existe en proportions très variables aux differentes saisons En traitant les échantillons par l'alcool à 90° on extrait les sucres solubles, l'amidon, les dextrines et la cellulose faiblement condensée sont evalues par la quantité de glucose provenant d'un traitement à l'acide chlorhydrique à 10 % à l'ébullition pendant une heure

Si on s'adresse à un arbre à feuilles caduques, tel que le Châtaignier, on constate que l'ensemble de substances hydrocarbonées suit la même marche dans la racine et dans la tige, à partir du mois de mai, où on observe un minimum, le poids des sucres augmente d'une manière continue jusqu'en octobre, époque à partir de laquelle on assiste a une diminution de reserves, on passe par exemple pour la racine de 20 % de matière sèche au

20 mai à 29 % au 19 octobre, c'est à dire au moment de la chute des feuilles

Les sucres solubles ne forment jamais qu'une faible portion des substances sucrées contenues dans l'axe des arbres, ils n'arrivent pas à dépasser le vingtième des hydrates de carbone totaux et les variations portent surtout sur les polysaccharides insolubles, LECLERC DU SABLON n'a pas fait le départ dans ses analyses entre l'amidon et les celluloses, et il a fait appel a des observations microscopiques portant sur les variations de l'amidon dans le bois, or, si l'augmentation de l'amidon pendant l'ete suit une marche parallèle à l'accumulation de l'ensemble des substances sucrees, il semble bien que sa disparition soit beaucoup plus rapide pendant l'hiver que celle des reserves sucrees totales, l'auteur est ainsi amene à penser que, pendant la saison froide, l'amidon forme de la cellulose de réserve

Pour les arbres à feuilles persistantes, tels que le Chêne vert, il existe également une accumulation de sucres dans la tige et la racine, cette dernière contient par exemple 15,5 % de sucre total le 10 août, alors que la teneur devient egale à 40 % le 15 mai; des variations analogues, mais plus faibles, existent pour la tige Mais ici c'est surtout pendant l'hiver que s'effectue la mise en reserve, et cette différence tient à ce que la fonction chlorophyllienne continue à se produire pendant la saison froide, alors que la croissance est arrêtée et que, par suite, la consommation des sucres est très ralentie.

La formation des reserves dans le tronc ou d
un rameau d'un arbre au cours d une saison est t
importante pour le sort ultérieur des organes
seront produits par ce tronc ou ce rameau, si n
revenons à une plante à feuilles caduques, la Vig
par exemple, la pratique montre que les conditi
qui ont preside à la croissance d'un sarment ont
retentissement sur la maniere dont celui-ci
comporte ultérieurement au point de vue de s
rendement en raisin, il faut, pour que ce ren

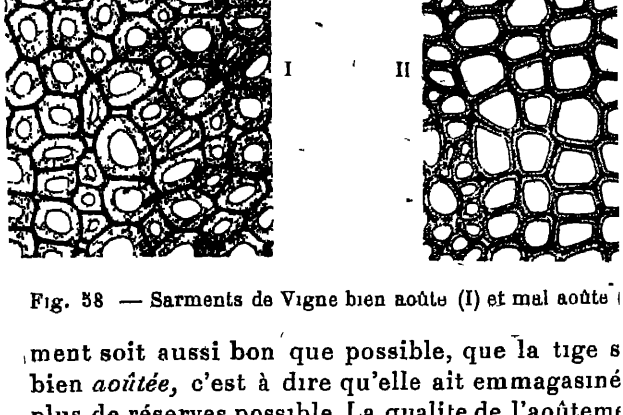



Fig. 58 — Sarments de Vigne bien aoûte (I) et mal aoûte

ment soit aussi bon que possible, que la tige s
bien *aoûtée,* c'est à dire qu'elle ait emmagasiné
plus de réserves possible La qualite de l'aoûteme
correspond à des caracteres histologiques facile
reconnaître ; mieux le sarment est aoûte, plus
contient d'amidon et plus les membranes cellu
siques sont épaisses (fig 58)

Les feuilles caduques, elles aussi, se comporte

comme des organes de réserve de durée appréciable, pendant la première partie de leur vie, du printemps à la fin de l'été, elles fabriquent chaque jour plus de substances sucrées qu'elles n'en fournissent aux autres membres de la plante, et le surplus est emmagasiné sous forme de sucres réducteurs ou polysaccharides tels que l'amidon MICHEL-DURAND a donné, pour les feuilles de Bouleau, les nombres suivants (g) rapportés à 1 000 feuilles récoltees au début de mai ou de septembre

| | SUCRES SOLUBLES RÉDUCTEURS | SUCRES SOLUBLES non réducteurs | DEXTRINES | AMIDON | Hemicelluloses | TOTAL |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Mai | 1,810 | 0,830 | 1,276 | 0,290 | 1,649 | 5,855 |
| Septembre | 3,600 | 1,310 | 3,026 | 0,398 | 1,800 | 10,134 |

Les différentes catégories de sucres ont toutes augmenté d'une manière absolue, mais, alors que 1 000 feuilles cueillies au mois de mai representent 44gr875 de substance sèche, le même nombre de feuilles contient 95gr900 de matière sèche au mois de septembre, les sucres ont donc augmenté sensiblement dans le même rapport que la substance sèche totale

Il se produit un phénomène analogue pour les feuilles persistantes, telles que celles de Laurier-Cerise, qui s'enrichissent en sucres de mars à juillet, pour s'appauvrir ensuite par le fait d'une migration s'effectuant vers les tiges, les racines et les fruits

Ces variations saisonnières de la teneur de différents organes d'une plante en substances hydrocarbonées se retrouvent chez les végétaux inférieurs chlorophylliens tels que les Algues, elles y sont seulement moins bien connues, il nous suffira, pour en donner une idée, de rapporter les faits que LAPICQUE vient de mettre en évidence pour le thalle du *Laminaria flexicaulis*, cette Algue brune accumule une grande quantité de sucres (laminarine et mannite) au cours de la belle saison, je transcris les chiffres donnés par l'auteur et qui renseignent sur la teneur en hydrates de carbone du $^1/_3$ moyen de la lame foliacée de ce *Laminaria* et, en même temps, sur la teneur en cendres provenant des substances solubles ou insolubles dans l'eau bouillante (les indications correspondent à 100 de matière sèche)

| | HYDRATES DE CARBONE | CENDRES | |
|---|---|---|---|
| | | solubles | insolubles |
| Equinoxe de Printemps | 1,1 | 28,2 | 7,5 |
| Fin Mai | 5 | 20,1 | 6,4 |
| Solstice d'Eté | 8,9 | 15,8 | 6,3 |
| Août-Septembre | 33,9 | 13,4 | 4,6 |

On voit que l'accumulation des sucres correspond à un appauvrissement en sels et particulièrement en sels issus de substances solubles, LAPICQUE pense qu'on se trouve en présence d'un remplacement isotonique, destiné a maintenir l'équilibre osmotique des tissus de l'Algue

### 8. Graines

En outre des réserves qui assurent la continuation de l'existence de l'individu qui les a produites, il s'en constitue dont le rôle est de nourrir les jeunes plantes issues de la précédente par voie de reproduction sexuée, c'est dans la graine que se trouvent de telles réserves On sait que l'ovule dont dérive la graine est constitué, en dedans de ses téguments, par un massif parenchymateux, le *nucelle*, comprenant une cellule spéciale, le *sac embryonnaire*, dans lequel se constituent en particulier l'*oosphère* et le *noyau de l'albumen*, après la fécondation l'oosphère donne naissance à l'*embryon*, le noyau de l'albumen a un tissu non différencié, l'*albumen*, c'est dans ce dernier que s'accumule une réserve comprenant en particulier des substances sucrées, lorsque la graine a atteint son complet développement les substances de réserve se trouvent entièrement dans l'albumen qui les a emmagasinées (graines à albumen, Blé, Ricin)(fig 59) ou bien elles ont été utilisées par l'embryon et ont reconstitué dans les premières feuilles de celui-ci (*cotyledons*) une nouvelle réserve, l'albumen peut ainsi avoir disparu complètement (graines sans albumen), dans la graine mûre ou seulement partiellement et, dans ce second cas, les matières de réserves sont contenues partie dans l'albumen partie dans les cotylédons de la plantule (Févier ), enfin dans quelques espèces végétales des réserves se constituent dans le nucelle, ordinairement résorbé, qui devient ainsi le *périsperme*, le péris-

perme peut être alors le seul tissu de rése
(Cannées) ou il peut coexister avec un albur
(Nymphéacées, Pipéracées, Zingibéracées) (fig

Tout ce qui précède s'applique uniquement
Angiospermes, chez les Gymnospermes la rése

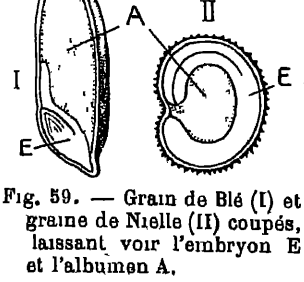



Fig. 59. — Grain de Blé (I) et graine de Nielle (II) coupés, laissant voir l'embryon E et l'albumen A.

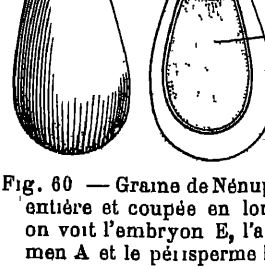


Fig. 60 — Graine de Nénu entière et coupée en lo on voit l'embryon E, l'a men A et le périsperme

des graines se forme dans un tissu appelé l'*end perme* qui est l'équivalent physiologique de l'al men mais dont la signification morphologique toute différente

Quelle que soit l'origine morphologique des tis de réserve de la graine, elle est indépendante d nature chimique des substances emmagasine Il est digne de remarquer à cet égard que réserves qui se trouvent dans le périsperme l'albumen d'une même graine sont de nature di rente, alors que le périsperme est amylacé, l'al men est oléagineux. Les sucres qu'on rencon dans les graines peuvent être du saccharose, dextrines, de l'amidon et assez fréquemment au

des polysacharides constituant la membrane des cellules.

Le saccharose est tres répandu dans les graines, il en existe 3 % de substance sèche dans les Amandes douces, 3,3 dans la Pistache, 1,4 dans la Courge; le raffinose se rencontre dans la graine du Cotonnier et dans les semences de Céréales; l'amidon est la forme la plus fréquente et la plus abondante de réserve hydrocarbonée, les grains de Mais en renfermant 85 % quant aux celluloses de réserve (mannanes, galactanes) elles sont abondantes dans certaines Légumineuses (*Ceratonia Siliqua, Gleditschia triacanthos* ) ainsi que dans les Graminées, Palmiers, Liliacées, Rubiacées, Oléacées, où la membrane est épaissie tantôt d'une maniere homogène, tantôt de façon irrégulière.

La marche de la mise en réserve des sucres dans les graines est d'ailleurs absolument comparable à ce que nous avons vu se passer pour les tubercules, les sucres arrivent dans un état relativement simple, sucres réducteurs et disaccharides, et se condensent peu à peu en polysaccharides, les nombres suivants qui se rapportent à 100 de substance sèche de grains de Mais aux différentes stades du développement en donnent une idée suffisante

| | RÉDUCTEUR | Saccharose | AMIDON |
|---|---|---|---|
| Immediatement après la floraison | 13,6 | 12,5 | 27,9 |
| Grains farineux. . . . . | 6,1 | 8,6 | 48,8 |
| Grains jaunissants . . | 2,7 | 5,8 | 54,2 |
| Grains mûrs . . . | 0 | 0,03 | 64,2 |

Les végétaux inférieurs présentent des reserves sucrées semblables à celles des graines dans toutes leurs cellules ou organes de reproduction sexuée ou de multiplication végétative (œufs, conidies, sclerotes ), nous contenterons d'en signaler l'existence

### 9 Fruits

Il est encore un organe des végétaux supérieurs dans lequel il se produit fréquemment une accumulation de substances sucrées et qui pour cette raison est alimentaire, il s'agit du fruit ; il est incontestable que la Pêche, la Cerise, le Raisin sont des réservoirs d'hydrates de carbone ; mais la signification physiologique de ces substances n'est pas aussi claire que pour les cas précédents au point de vue de l'économie de la plante, les sucres qui se trouvent dans un tubercule ou dans une graine sont utilises dans la suite pour le developpement de nouveaux tissus ; il s'agit incontestablement d'une réserve, il ne paraît pas en être de même pour le fruit, lorsqu'une cerise est mûre, c'est à dire lorsqu'elle contient le maximum de sucre, son péricarpe n'a plus de rôle à jouer dans la vie de la plante, et si le fruit a pu fournir des substances à la graine en voie de formation, il n'en est plus de même lorsque la graine est complètement constituée, le fruit contient donc un excès de matériaux nutritifs qui paraît perdu pour la plante

Cette remarque nécessaire étant faite on constate d'ailleurs que les substances sucrées contenues dans les fruits charnus sont les mêmes que celles

que nous avons observées pour les organes de reserve proprement dits Il s'agit encore de sucres reducteurs, glucose et lévulose, de saccharose, d'amidon et pour certains fruits de mannite (Olive, Cafe), de sorbite (Laurier Cerise, Sorbier) ; la Pomme peut contenir jusqu'à 48 de sucre pour 100 de substance sèche, la Cerise 51 °/₀, le Raisin 66 °/₀, l'Abricot 25 °/₀

Les nombres suivants qui se rapportent aux fruits du *Prunus Avium* donnent une idée de l'augmentation des sucres aux différents stades de développement, ils sont rapportés à 100 de substance fraîche

| | SUBSTANCE SÈCHE | SUCRES |
|---|---|---|
| 15 Mai (fruits verts) | 11,12 | 2,93 |
| 21 Mai — | 16,27 | 3,13 |
| 28 Mai (fruits se colorant) | 17,87 | 4,42 |
| 10 Juin (fruits voisins de leur maturité) | 16,35 | 9,12 |
| 19 Juin (fruits mûrs) | 18,78 | 10,26 |

Mais, au point de vue des rapports qui existent entre les diverses categories de sucres contenus dans les fruits charnus, il y a lieu de distinguer deux périodes tres differentes dans l'évolution de ceux-ci, la periode de formation et celle de maturation ; dans la première ce sont les sucres les plus condensés qui predominent, dans la seconde au contraire, qui correspond a la période d'utilisation des réserves pour les tubercules, les bulbes, les graines, ce sont les sucres simples qui sont en plus

grande quantité, le fait est particulièrement frappant pour les bananes, comme le montrent les nombres ci-dessous, rapportés à 100 de matière sèche

| | SUCRES SOLUBLES | | DEXTRINES | AMIDON | TOTAL |
|---|---|---|---|---|---|
| | réducteurs | non réducteurs | | | |
| Fruits non mûrs. | 0,08 | 0,15 | 0,5 | 13,99 | 16,93 |
| Fruits mûrs | 4,21 | 5,82 | 3,43 | 0,71 | 14,92 |

Le phénomène de la maturation des fruits présente d'ailleurs de nombreuses particularités dont l'étude trouvera place ailleurs.

### 10 Réserves spéciales

Toutes les réserves précédemment envisagées, exception faite pour celles des fruits, ont un caractère très général; il s'agit d'un emmagasinement de materiaux qui seront utilisées pour le développement ulterieur de l'ensemble du végétal; mais il peut se constituer des réserves beaucoup plus localisées et n'intéressant qu'un organe détermine ou même qu'une seule cellule.

C'est ainsi que des sucres s'accumulent dans les *bourgeons* qui peuvent être considérés à ce point de vue comme des sortes de bulbes, sans présenter d'ailleurs le caractère charnu de ceux-ci De même les *grains de pollen*, qui germent ordinairement presque aussitôt apres avoir été formés, contiennent aussi des sucres en grande abondance, le pollen du

Noisetier possède 14,7 de saccharose et 5,26 d'amidon pour 100 de substance fraîche On peut également considérer comme une reserve pour les grains de pollen les épaississements cellulosiques qu'ils présentent dans la partie interne de leur membrane (l'intine) au niveau de pores ménagés dans la partie externe cutinisée (exine), ces bourrelets de cellulose sont en effet employés, au moment de la formation du tube pollinique pour contribuer à la constitution de la membrane de celui-ci.

Nous avons parle ailleurs, à propos du phénomène de sudation, des organes connus sous le nom de *nectaires* et qu'on rencontre le plus souvent dans la fleur, mais aussi sur certaines feuilles (nectaires extra-floraux) ; nous ne reviendrons pas sur la sécrétion sucrée qu'ils présentent; mais il faut remarquer que, constitués par un parenchyme très riche en sucres, ils se trouvent toujours au voisinage d'organes en voie de croissance active et qu'ils disparaissent au cours du développement de ceux-ci Considérons par exemple les nectaires du pétiole de la feuille du Cerisier, lorsque la feuille est très jeune les nectaires sont très gros et très chargés de sucres, au fur et à mesure que la feuille grandit on assiste à la transformation graduelle du parenchyme des nectaires en un tissu ordinaire qui cesse d'être sécréteur, il en est de même des nectaires floraux après la fécondation, il semble donc bien que les sucres ainsi accumulés ont contribué à la croissance rapide de la feuille dans le premier cas, des organes floraux dans le second. les nectaires se sont comportés comme une réserve locale

# CHAPITRE IV

## GLUCOSIDES, TANNINS, ACIDES ORGANIQUES

### A. GLUCOSIDES

Aux sucres se rattache toute une série de substances neutres ou faiblement acides, azotées ou non, qui s'hydratent sous l'action de solutions étendues d'acides et se dédoublent en un sucre qui est très généralement du glucose, mais peut aussi être constitué par du rhamnose, du galactose, par de l'arabinose ou du xylose, et en un ou plusieurs corps variés, qui n'ont plus la nature de sucre, mais sont souvent constitués par un alcool ou un phénol, les glucosides sont des éthers du glucose ou d'un sucre analogue Ils sont a cet égard tout à fait comparables aux disaccharides, le saccharose peut être en effet considéré comme un glucoside du lévulose, la différence d'avec les substances auxquelles on réserve le nom de glucosides est que les deux restes appartiennent à des sucres, le terme de glucoside, on le voit, présente des inconvénients puisqu'il est restrictif par rapport à sa signification chimique et qu'il est appliqué d'autre part à des substances qui

dérivent d'autres sucres que le glucose et qui devraient par conséquent être dénommées rhamnosides, galactosides, etc

Les glucosides sont très nombreux chez les végétaux, ils sont dissous dans le suc cellulaire et se trouvent souvent localisés dans des cellules spéciales, il n'existe pas pour eux de réactions générales et on les reconnaît isolément par les réactions de leurs constituants.

On extrait les glucosides par l'eau ou l'alcool, en ayant soin de détruire au préalable par la chaleur les ferments qui les accompagnent, sans quoi les substances en question seraient transformées au cours des opérations Ce sont des substances qu'on peut souvent obtenir à l'état cristallisé, elles sont ordinairement incolores, présentent une saveur amère et sont douées d'un pouvoir rotatoire gauche

Nous ne considérerons parmi ces substances que celles qui ne contiennent pas d'azote, nous retrouverons les autres lors de l'étude du cycle de l'azote chez les végétaux

Chimiquement les glucosides peuvent se classer d'après la nature des substances qui apparaissent à l'hydrolyse en même temps que le sucre; il peut s'agir d'alcools, de phénols, d'aldéhydes, d'acides, de dérivés de l'oxycoumarine, de l'oxyanthraquinone, des flavones, etc .

### 1. Glucosides d'alcools

Le type en est la salicine qui existe dans la tige et la feuille des différentes espèces de Saules, de Peupliers et dans les fleurs de *Spiræa Ulmaria;*

c'est elle qui donne a ces organes leur saveur amère elle peut s'extraire facilement et être obtenue l'état d'aiguilles cristallines incolores et brillantes elle se dédouble à chaud en glucose et saligénin en présence d'un acide à chaud ·

$$C^{13}H^{18}O^{7} + H^{2}O = C^{6}H^{12}O^{6} + C^{7}H^{8}O^{2}$$

La saligenine est un oxybenzylalcool de formul $C^{6}H^{4}$ OH $CH^{2}OH$, la constitution de la salicine peu donc être représenté par la formule

$$C^{6}H^{4}\begin{cases} O - C^{6}H^{11}O^{5} \\ CH^{2}OH \end{cases}$$

La localisation de ce glucoside a été etablie par

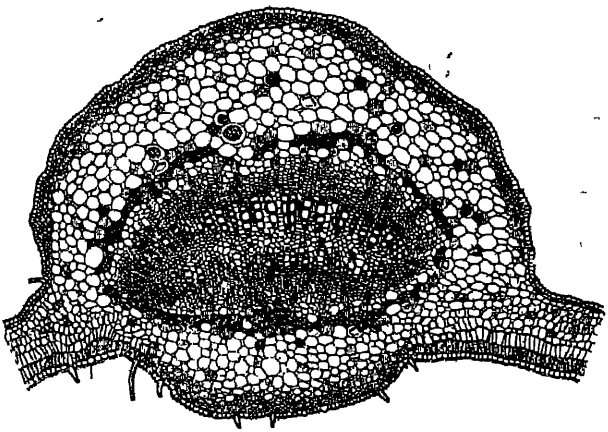


Fig 61 — Localisation de la salicine dans une nervure foliaire de *Salix alba* (Gorıs),

Gorıs à l'aide de l'acide sulfurique concentré qui

donne naissance à une coloration rouge sang, c'est surtout dans les cellules sous-épidermiques (l'épiderme en est dépourvu), dans l'endoderme et les rayons médullaires que la salicine existe, la figure 61 donne une idée de cette répartition dans une nervure de la feuille de *Salix alba*

La **populine** donne également du glucose et de la saligénine, mais en outre de l'acide benzoïque

La **coniférine** des tiges de Sapin et de Mélèze se dédouble de même en glucose et en *alcool conifé-rylique* .

$$C^{16}H^{22}O^8 + H^2O = C^6H^{12}O^6 + C^{10}H^{12}O^3$$

l'alcool coniférylique est un alcool aromatique; sa formule peut s'écrire

$$C^6H^3\ OH\ OCH^3\ CH = CH - CH^2OH$$

par oxydation la coniférine donne naissance à la vanilline, corps à fonction aldéhydique qu'on rencontre dans les gousses de la vanille, dans les fleurs de différentes Orchidées et dans plusieurs sortes de bois, la vanilline est l'aldéhyde méthylprotocatechique dont la formule est

$$C^6H^3.OH\ OCH^3\ CHO$$

La **syringine** $C^{17}H^{24}O^9$, qu'on trouve dans l'écorce et les feuilles du Lilas, du Troène et du Jasmin, appartient au même groupe de glucosides et correspond à la *syringénine* qui n'est autre chose que l'alcool méthoxyconiférylique

### 2. Glucosides de phénols

L'**arbutine** qu'on observe chez plusieurs espèces d'Ericacées et en particulier chez l'*Arbutus Uva*

*Ursi*, fournit a l'hydrolyse du glucose et de l'*hydroquinone* $C^6H^4(OH)^2$

$$C^{12}H^{16}O^7 + H^2O = C^6H^{12}O^6 + C^6H^4(OH)^2$$

sa constitution est donc

$$C^6H^4\begin{cases} O - C^6H^{11}O^5 \\ OH \end{cases}$$

l'hydroquinone existe a l'état libre dans les feuilles de *Vaccinium Vitis Ideæ*

L'**hespéridine** $C^{50}H^{60}O^{27}$ donne à l'hydrolyse deux molecules de glucose, une de rhamnose et une d'hesperetine, elle existe dans les fruits des diverses espèces du genre *Citrus;* insoluble dans l'alcool le glucoside peut se précipiter par l'action de ce reactif à l'interieur des cellules et apparaître sous la forme de sphérocristaux

La **phloridzine** qu'on trouve dans l'écorce du Pommier et dans de nombreux fruits de Rosacées est constituee par du glucose et de la phlorétine qu'on retrouve dans le glucoside suivant et qui contient un noyau de phloroglucine.

La *phloroglucine*, triphenol, est assez répandue dans le regne végétal et a été signalée à l'etat libre dans le protoplasme de diverses Algues, on la reconnaît par la coloration rouge qu'elle produit en présence d'une solution chlorhydrique de vanilline, et c'est à sa présence que les vaisseaux âgés doivent de se colorer par le précédent reactif.

La **glycyphylline** ne contient que du rhamnose comme sucre combiné a la phlorétine, elle se trouve dans les feuilles de *Smilax glycyphylla*

### 3. Glucosides d'aldéhydes

Ce groupe comprend surtout des glucosides azotes, mais parmi ceux qui sont dépourvus de l'élément en question nous pouvons citer un glucoside artificiel l'**hélicine** qui se dédouble en glucose et aldéhyde salicylique, et qui a pu être obtenu par l'oxydation de la salicine, la **salicinigrine** en est isomere et a été observée dans le *Salix discolor*

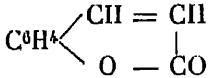
### 4 Glucosides d'acides

La **gaulthérine** du *Gaultheria procumbens* et d'autres espèces végétales est dérivée du glucose et de l'acide méthylsalicylique

L'essence de primevère est constituee par deux glucosides, la primevérine et la primulaverine qui sont tous deux des étheis méthyliques d'acides β méthoxyrésorcylique et methaméthoxysalicylique (Goris); le sucre fourni par l'hydrolysé de ces essences est le primevérose, biose particulier formé par l'union d'un hexose, le glucose, et d'un pentose, le xylose

### 5 Glucosides dérivés de la coumarine

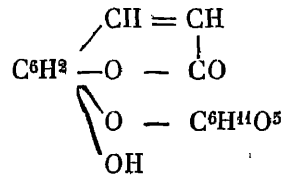
La *coumarine* qu'on rencontre dans l'*Asperula odorata*, l'*Anthoxanthum odoratum* est une lactone de l'acide coumarique et a pour formule



elle donne naissance à des hydroxycoumarines,

esculétine, daphnétine, fraxinétine, qui forment avec le glucose les glucosides connus sous les noms d'esculine, de daphnine, de fraxine

D'après ce que nous venons de dire l'**esculine** $C^{15}H^{16}O^{9}$ du Marronnier d'Inde, dont les solutions sont fluorescentes et qui s'obtient facilement à l'état cristallisé, a pour formule de constitution

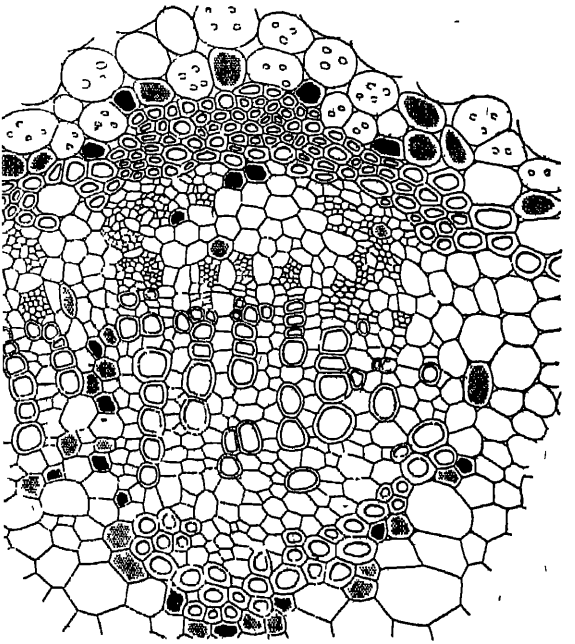


C'est un éther du glucose et d'une dioxycoumarine

Goris a étudié la localisation de ce glucoside dans les différents organes de l'*Æsculus Hippocastanum* et dans le *Pavia*, en se servant surtout de la réaction de Sonnenschein consistant à mettre les corps en contact avec de l'acide azotique concentré, dans lequel on a fait dissoudre un peu de fer, de manière à le charger de vapeurs nitreuses, puis avec de l'ammoniaque pure, les cellules contenant de l'esculine prennent une coloration rouge. Le glucoside existe dans tous les organes de la plante, sauf dans les cotylédons et la radicule et apparaît abondamment surtout dans l'épiderme, l'endoderme et le parenchyme périmédullaire de la racine, de la tige, de la feuille et des différentes pièces florales, la figure 62 donne une idée de cette répartition dans une nervure

### Glucosides dérivés de l'oxyanthraquinone

Ce groupe comprend différentes substances constituant la matière colorante rouge qu'on extrait des racines de la Garance (*Rubia tinctorum*), la culture

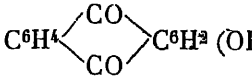


62. — Localisation de l'esculine dans l'endoderme et la région périmédullaire d'un faisceau de Marronnier d'Inde (Oxalis)

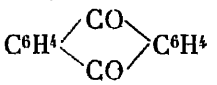
Cette plante a été jadis très prospère à cause de son emploi dans la teinture, mais a été abandonnée

du jour où la synthese de l'alizarine a ete réalisée

L'**alizarine**



n'est autre chose que la dihydroxyanthraquinon de la pyrocatechine, l'anthraquinone correspondan à la formule :



Le plus important des glucosides contenus dan les racines de Garance, l'**acide rubérythrique**, con tient deux molécules de glucose et une d'alizarine la **purpurine**, qui l'accompagne dérive d'une trihy droxyanthraquinone

La **franguline**, substance jaune de la tige d *Rhamnus cathartica* et du *R Frangula*, se color en jaune intense par la lessive de potasse et s dédouble en rhamnose et *emodine* suivant la for mule

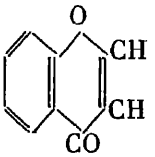
$$C^{21}H^{20}O^{9} + H^{2}O = C^{6}H^{12}O^{5} + C^{15}H^{10}O^{5}$$

On sait que l'emodine est une trioxyméthylan thraquinone

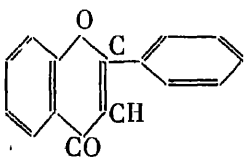
### 7. Glucosides flavoniques

De nombreux pigments solubles des végetau consistent en glucosides dérivés des flavones, i s'agit de composes phenoliques qu'on peut carac tériser par la présence dans leur molecule d'u noyau benzo-pyrone, c'est a dire d'un noyau benzé

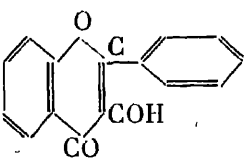
nique soudé à un noyau pyrone suivant le schéma




Le noyau pyrone à son tour est relie lateralement a un nouveau noyau phénol, la constitution des flavones et des flavonols peut se iepresenter par suite comme il suit




Flavone

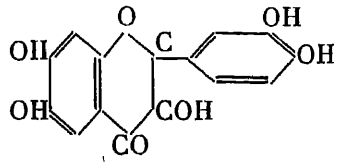



Flavonol

Les différentes substances de ce groupe ne diffèrent que par le nombre et la position des oxydryles, il s'agit de corps jaunes, cristallisant facilement, virant au jaune intense par les alcalis, au vert ou au brun par les sels de fer

Cette série de corps comprend l'**apigénine** du *Carum Petroselinum* et des fleurs de l'*Antirrhinum majus;* la **chrysine** du bois de différentes espèces Peupliers; la **lutéoline** du *Reseda luteola,* du *Genista tinctoria;* la **quercétine** de l'écorce de divers Chênes, la **fisétine** du *Rhus Cotinus*, l'**hématoxyline** du bois de Campêche *(Hematoxylon Campechianum)* etc

La quercétine par exemple a pour formule

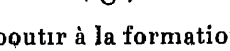


c'est un tétrahydroxyflavonol

Flavones et flavonols à leur tour se combinent a des sucres pour former des glucosides ; c'est ains que la quercétine se combine au rhamnose pou aboutir au *quercitrin ;* cette substance se rencontr dans le Quercitron *(Quercus infectoria),* dans le baies du Nerprun, les bourgeons floraux du Caprier le *Sophora,* le Thé, le Cachou.

De même la **fustine** du *Rhus Cotinus* est un glu coside constitué par la fisétine et le rhamnose l'**apiine** du Céleri dérive de la même manière d l'apigénine et d'un tétrose, l'apiose.

Contentons-nous de signaler l'existence d'autre substances colorantes jaunes, appartenant a groupe des *xanthones,* qui sont des diphénopyrone



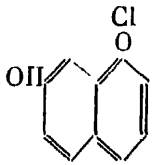
et qui peuvent aboutir à la formation de glucosides

### 8 Glucosides anthocyaniques

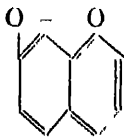
Les pigments rouges, violets et bleus que nou avons déjà envisagés sous le nom de pigment anthocyaniques quand il s'est agi de leurs rapport possibles avec le phenomène chlorophyllien, n sont autre chose eux aussi que des glucosides e

se trouvent étroitement apparentés aux précédents

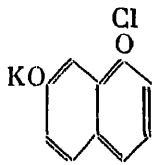
WILLSTÆTTER rapporte toutes ces substances colorantes à un noyau dérivé du benzopyrone, mais dans lequel le groupe CO est remplacé par un groupe CH, l'atome d'oxygène devenant quadrivalent et sa valence libre pouvant être satisfaite par un acide, alors que l'hydroxyle phénolique peut former des sels avec des alcalis. Pour une même anthocyane les colorations rouge, violette et bleue correspondraient la première à l'existence d'un sel acide, la troisième à un sel métallique, la deuxième à l'anhydride du pigment suivant les schémas .



Rouge

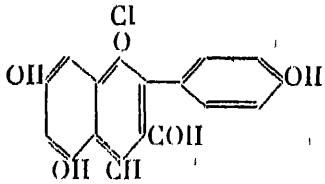


Violet

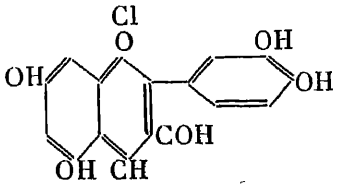


Bleu

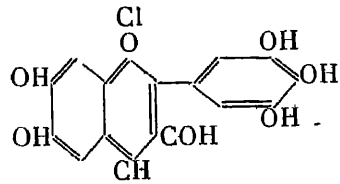
Tous les pigments anthocyaniques paraissent dériver de trois composés fondamentaux : la pélargonidine, la cyanidine et la delphinidine dont les chlorures ont les formules suivantes, correspondant, avec les modifications que nous avons indiquées, à des flavonols .



Chlorure de pélargonidine




Chlorure de cyanidine




Chlorure de delphinidine

Ces substances forment avec le glucose, le galactose, le rhamnose, des glucosides qui ne sont autre chose que les pigments anthocyaniques

De la pélargonidine dérive la **pélargonine** qui en est un diglucoside et qui constitue la matière colorante des pétales du *Pelargonium zonale*

La cyanidine donne comme glucosides la **cyanine** (diglucoside) des fleurs de Bleuet, la **chrysanthémine** (monoglucoside), la **kéracyanine** (rhamnoglucoside) des fruits du Cerisier, l'**idéine** (monogalactoside) des fruits du *Vaccinium Vitis Idœa*

De même la delphinidine aboutit a la **violanine** (rhamnoglucoside) des fleurs de *Viola tricolor*, l'**ampélopsine** est un monoglucoside de l'ampélopsidine, qui elle-même est un éther monométhylé de la delphinidine, la **myrtilline** est aussi un monoglucoside de la myrtillidine, éther méthyle

de la delphinidine, l'œnine et la malvine sont un monoglucoside et un diglucoside de l'œnidine et la malvidine, éthers diméthylés de la delphinidine

La parente chimique existant entre les composés anthocyaniques et flavoniques est évidente, il y correspond d'ailleurs une relation en ce qui concerne la présence successive ou simultanée de deux sortes de matières dans les tissus capables de produire une anthocyane, c'est ainsi que dans les feuilles vertes, correspondant specifiquement à celles qui sont capables de rougir à l'automne, on peut isoler un composé glucosidique jaune de la série flavonique, il s'extrait de la même manière que l'anthocyane et cristallise suivant des formes identiques, enfin on peut artificiellement transformer ce dérivé flavonique en anthocyane par reduction opérée à l'aide de l'hydrogène naissant (amalgame de sodium en présence d'eau chlorhydrique); inversement les anthocyanes oxydées par l'eau oxygénée sont ramenées à la substance jaune correspondante (Combes, Willstaetter), on est donc amené à considérer les anthocyanes comme se formant aux depens des glucosides flavoniques.

Quelle que soit la nature des conditions qui influent d'une manière lointaine sur la production des anthocyanes (froid, lumière, décortication annulaire) celle-ci est toujours corrélative d'une grande accumulation de sucres Le rougissement printanier, sous l'influence d'une basse température, correspond en effet à une teneur élevée des feuilles en sucres solubles, de même le rougissement automnal, chaque fois qu'une lumiere intense

détermine une dose considérable de sucres dans les tissus (plantes alpines, par exemple) les feuilles ont une tendance à rougir, il en est de même lorsque, par une décortication annulaire, on détermine l'accumulation de sucres dans la région supérieure d'un rameau et les feuilles de celles-ci rougissent, dans les fruits et dans les galles, où il existe une quantité considérable de sucres solubles il en est encore de même, enfin on peut accentuer la production d'anthocyane en fournissant directement aux organes du sucre en grande quantité

Nous verrons, à propos du phénomène respiratoire, que lors de la formation d'anthocyane dans les divers organes, il se produit une fixation particulièrement abondante d'oxygene, ce fait avait tout d'abord donné à penser que l'apparition des pigments de cette nature était due à une oxydation, or nous venons de voir qu'en réalite les anthocyanes dérivent d'autres glucosides par réduction, les deux phenomènes ne sont pas inconciliables et on peut parfaitement concevoir que l'oxydation de certaines substances crée un milieu réducteur favorable à la formation des pigments anthocyaniques.

### 9 Glucosides de la digitale

Les feuilles de *Digitalis purpurea* contiennent un certain nombre de principes dont plusieurs sont particulièrement actifs sur l'organisme des animaux supérieurs, il s'agit encore de substances glucosidiques, la **digitoxine** est la plus importante au point de vue thérapeutique et fournit à l'hydrolyse deux molécules d'un sucre spécial le *digitoxose* $C^6H^{12}O^4$

et une de digitoxigenine, de même la digitaline donne du glucose, du *digitalose* $C^7H^{14}O^5$ et de la digitalénine.

La **strophantine** est également un glucoside, à la constitution duquel participent le rhamnose et le mannose.

### 10 Saponines

Ces produits forment un groupe de glucosides caractérisés par le fait que leurs emulsions aqueuses moussent très abondamment, à la façon du savon. On les trouve dans un grand nombre d'espèces végétales, appartenant à plus de soixante-dix familles, ils sont contenus soit dans la feuille, soit dans l'écorce, dans la racine ou encore dans la graine, citons comme exemple la saponine de l'écorce du *Quillaja Saponaria* (bois de Panama), les graines d'*Agrostemma Githago*, les racines de Gentianes, de Saponaire.

Les saponines, solubles dans l'eau, sont insolubles a froid dans l'alcool, l'éther, la benzine, elles précipitent par l'acétate neutre de plomb et par la baryte, ce sont des substances ordinairement neutres, réduisant le permanganate de potassium, on peut les obtenir à l'état cristallisé On les extrait par l'eau, on les précipite par l'acétate de plomb neutre ou basique suivant qu'il s'agit d'une saponine acide ou d'une saponine neutre, le précipité est decomposé, la solution evaporée et le résidu repris par le chloroforme, puis précipité par l'éther

Les formules des différentes saponines ne diffèrent le plus souvent que par un multiple de $CH^2$

et rentrent le plus souvent dans le type $C^nH^{2n-8}$ Ces substances ne reduisent pas directement liqueur de Fehling, mais opèrent cette reduct après un traitement à chaud par les acides étendu l'hydrolyse ainsi produite donne en effet naissai à un sucre (glucose, galactose, arabinose ou méthylpentose) ou à plusieurs sucres à la fois e un corps insoluble dans l'eau, il peut arriver que corps (sapogenine intermediaire) se comporte à s tour comme un glucoside et puisse être dédou en sucre et une sapogénine definitive, cette d nière a une fonction lactone

Le bois de Panama contient deux saponines d tinctes, l'acide quillajique $C^{49}H^{30}O^{10}$ et la sapo xine du *Quillaja* $C^{17}H^{26}O^{10}$, la première substar n'a pas de proprietés vénéneuses, la seconde, com beaucoup de saponines, constitue au contraire poison pour les animaux à sang-froid

### 11 Rôle physiologique des glucosides

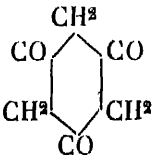
Nous avons appris à connaître les conditions formation des sucres dans les végétaux supérieur nous venons de voir que les glucosides dérive des sucres réducteurs par l'adjonction d'un radic souvent aromatique, d'une manière générale il paraît pas douteux que les divers composés ar matiques qu'on trouve dans les organes végéta dérivent des substances sucrees, des feuilles, pl cées à la surface de solutions sucrées, accumule nettement des composés aromatiques, la chaî ouverte des sucres se ferme pour constituer

noyau cyclique, une fois ce dernier constitué il peut se produire un très grand nombre de substances par addition de chaînes latérales ou soudure de noyaux, d'où la multitude de produits aromatiques qu'on rencontre chez les végétaux

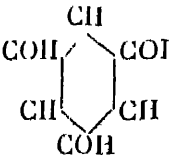
On admet par exemple que la phloroglucine, qui dérive facilement d'un grand nombre de glucosides et qui existe à l'état libre chez plusieurs végétaux, prend naissance par une déshydratation de sucres plus considérable que celle qui aboutit à leur polymérisation en amidon, on aurait :

$$COH\,CHOH.CHOH.CHOH.CHOH.CH^2OH = 3C^2O + CO - CH^2 - CO - CH^2 - CO - CH^2$$

le corps formé peut s'écrire



et devenir



c'est à dire la phloroglucine

En fait on a signalé une coïncidence entre la localisation de la phloroglucine et celle de l'amidon.

Nous avons dit que le rôle des sucres n'est pas douteux; il s'agit incontestablement de substances servant d'aliments à la plante qui les produit, en est-il de même des glucosides? S'agit-il de principes pouvant jouer, après leur formation, un rôle alimentaire ou au contraire de substances de déchet, d'excrétion, de résidus ne pouvant plus avoir aucune utilité pour la plante qui les a élaborés? Il faut

avouer qu'aucune réponse définitive n'a eté faite cette question et nous nous contenterons de rapporter brièvement les divers arguments qui ont été produits en faveur de chacune de ces manières de voir, ils sont principalement basés sur les variations qu'éprouvent les glucosides au cours du développement et qu'on peut apprécier soit par voie microchimique, soit par des méthodes d'analyse quantitative.

Différents auteurs considèrent les glucosides comme des substances de réserve, dans lesquelles les sucres se combinent avec des corps aromatiques comme ils se combinent entre eux pour former des polysaccharides, ils correspondraient simplement à des fonctions spéciales et nous aurons l'occasion de signaler en particulier l'hypothèse de PALLADIN selon laquelle ils joueraient un rôle important dans le phénomène respiratoire

Adressons-nous par exemple à la salicine du Saule et étudions-en avec WERVERS les variations dans la plante Voyons tout d'abord ce qui se passe à cet égard dans la feuille au cours d'une journée sur une branche de Saule on prélève, à la tombée de la nuit, la moitié de chaque feuille en faisant une section suivant la nervure médiane, le matin suivant, on récolte les moitiés restées sur la branche et on procède au dosage de la salicine et du glucose dans les deux lots, on constate que les deux substances sont en plus grande quantité le soir que le matin, il en est de même pour des feuilles exposées à la lumière et comparées à des feuilles semblables mais maintenues à l'obscurite à l'intérieur de papier

noir ; le glucoside varie donc dans le même sens que les sucres proprement dits au cours d'une journée.

Weevers arrive à des résultats analogues en ce qui concerne les variations de la salicine dans les bourgeons et les branches aux différentes époques de l'année A la fin de mars, les bourgeons contiennent une assez grande quantité de salicine, au début d'avril, la salicine a complètement disparu, à la fin de mai, les jeunes pousses contiennent à nouveau le glucoside et celui-ci, s'il existe d'une manière relative en quantité moins considérable que dans les bourgeons, s'y trouve plus abondamment d'une manière absolue, la salicine diminue d'autre part dans les branches portant les bourgeons que nous venons de considérer pendant le développement de ceux-ci, et Weevers s'est assuré que l'émigration n'avait pas lieu vers d'autres organes que ceux qui étaient soumis a l'analyse On est ainsi conduit à considérer que les variations du glucoside envisagé sont entièrement comparables à celles qui sont réalisées pour les sucres, que leur formation est soumise aux mêmes lois et, par suite, qu'on est en presence d'une matière jouant le rôle d'aliment.

Mais le fait que les variations diverses de la salicine sont parallèles a celles des sucres ne prouve pas que le glucoside en question résulte d'une manière directe d'un phénomène de photosynthèse ; on peut aussi bien admettre qu'il s'agit d'une relation indirecte, et rien ne nous permet de considérer comme substance alimentaire toute substance qui

se forme dans la feuille à la suite du phénomèn d'assimilation chlorophyllienne, même si cette sul stance contient un noyau sucré

La disparition de la salicine dans les bourgeoi au moment de la reprise de la végétation, et on constate des faits analogues pour l'arbutine, l populine, la syringine, paraît un argument beau coup plus sérieux en faveur de la manière de vo de Wervers, on a observé de même, au moment d la germination, la disparition de l'esculine dan les graines d'*Æsculus*, comme celle des glucoside de la digitale

A ces arguments on en a opposé d'autres plai dant en faveur de l'opinion suivant laquelle le glucosides sont des substances inutilisables par l plante, certaines de ces substances apparaissent o augmentent en effet pendant les premières phase de germination de la graine, mais le fait peut auss bien correspondre à la formation d'un produit inter médiaire, venant se placer entre les substances d réserve qui subissent une désintégration et le corps résultant de leur utilisation définitive

On a invoqué d'autre part le fait que les feuille qui se détachent de la plante contiennent souven de grandes quantités de glucosides, qui ne peuven être utilisées par conséquent ultérieurement ; mai il s'agit d'un argument finaliste sans valeur et qu ne peut évidemment s'appliquer au cas des sub stances sucrées qui, elles aussi, peuvent exister encore en abondance dans les feuilles tombées, i s'agit evidemment de matieres inutilisées, mais pas forcément de matieres inutilisables

Ces diverses raisons sont, on doit le reconnaître, beaucoup plus fragiles que celles qui amènent à considerer les glucosides comme des substances de reserve, mais pour avoir la preuve certaine qu'il en est bien ainsi, et cela peut dépendre aussi de la nature du glucoside considéré, il faudrait montrer, comme on l'a fait pour les sucres, que nous sommes en presence de corps qui peuvent être utilisés par la plante lorsqu'on les fait absorber artificiellement par celle-ci, nous verrons quels sont les résultats qui ont été obtenus dans cette voie lorsque, dans un dernier chapitre, nous étudierons les sources organiques de carbone des végétaux chlorophylliens

## B. — TANNINS

On designe sous ce nom une série de substances organiques dont certaines peuvent être considérées comme des glucosides, et dans lesquelles existe toujours un noyau phenolique, soit celui du pyrogallol, soit celui de la pyrocatéchine Elles presentent un ensemble de proprietés communes assez caractéristiques; leur saveur est astringente, elles sont solubles dans l'eau et se fixent sur les membranes animales qu'elles rendent imputrescibles, d'où leur emploi dans la fabrication du cuir, elles précipitent les matières protéiques, les mucilages, les alcaloides, le bichromate de potassium, le chloromolybdate d'ammoniaque, elles réduisent les sels d'argent, de mercure, l'acide osmique, la liqueur de Fehling, en presence des sels de fer, elles donnent une coloration bleue foncee (encre) lors-

qu'il s'agit d'un tannin a base de pyrogallol, verte si le tannin est dérivé de la pyrocatechine, on peut aussi distinguer les deux groupes de tannins par l'eau de brome, qui donne un précipité avec les substances pyrocatechiques et n'en fournit pas avec les tannins pyrogalliques

Par l'action de la lessive de potasse, les tannins pyrogalliques donnent naissance à de l'acide gallique $C^6H^2(OH)^3CO^2H$, les tannins pyrocatechiques produisent de l'acide protocatéchique et des phénols (résorcine et phloroglucine).

En presence des acides, la solution de tannins donnent à chaud des produits d'oxydation et de déshydratation d'un brun rouge ou d'un brun fonce peu solubles dans l'eau et designés sous le nom de *phlobaphènes*

Les tannins existent très fréquemment et en abondance dans l'écorce des tiges (10 °/₀ dans le Chêne, 20 °/₀ dans le Grenadier, 36 °/₀ dans l'Arbousier), dans les feuilles (10 °/₀ dans le Thé), dans les galles et en particulier dans celles que divers Cynipides déterminent sur les Chênes, dans les fruits On les extrait par l'acétone, l'alcool ou l'éther, pour leur dosage, on utilise la propriété qu'ils ont de se fixer sur les peaux et celle qu'ils presentent d'être réduits par le permanganate de potassium, on peut aussi les doser colorimetriquement par le chlorure de fer.

Il s'agit de substances qui sont dissoutes dans le suc cellulaire et sont souvent étroitement localisées dans des cellules spéciales, la localisation des tannins peut s'établir facilement à l'aide des sels de

fer ou du bichromate de potassium qu'on fait pénétrer par osmose dans l'organe végétal qu'on veut etudier à ce point de vue, dans ces conditions, il ne s'opere pas de diffusion des matières tanniques et le précipite se forme très exactement dans les seuls éléments qui en contiennent normalement, à l'aide de coupes pratiquées dans les organes ainsi traites, on reconnaît aisement la topographie des éléments tannifères qui sont souvent sous-épidermiques ou plus profonds (fig. 63), il peut d'ailleurs arriver que toutes les cellules parenchymateuses de certains tissus contiennent du tannin, c'est en particulier le cas du brou de Noix. Ordinairement à l'état dissous dans le suc cellulaire, les tannins sont quelquefois contenus dans des vésicules particulières du protoplasme.

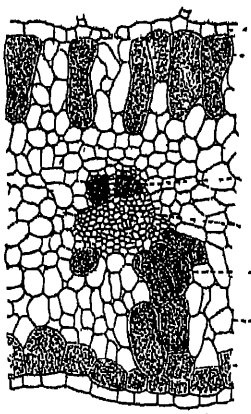



Fig. 63. — Localisation du tannin dans le limbe foliaire d'*Anthyllis Genistæ* (VUILLEMIN)

On a décrit un grand nombre de substances rentrant dans la categorie des tannins, nous nous contenterons de signaler celles qui sont le mieux connues et qui suffiront à nous donner une idee de leur constitution.

L'**acide gallique** est le type des tannins dans

lesquels il n'existe pas de noyau sucré, mais seulement un noyau phénolique, sa formule est $C^7H^6O^5 = C^6H^2(OH)^3CO^2H$, c'est un dérivé du pyrogallol, on l'a signalé dans les feuilles du Théier, du *Coriaria thymifolia*, de l'*Arctostaphylos Uva-Ursi*

Le **tannin des galles du Chêne**, $C^{14}H^{10}O^9$, qu'on trouve aussi dans différentes espèces de *Rhus*, dans l'ecorce du Châtaignier, les gousses de *Cesalpinia coriaria*, est souvent accompagné d'acide gallique ; les galles de *Q infectoria* (galles d'Orient) en contiennent jusqu'à 25 °/₀ On l'a tout d'abord considéré comme un glucoside de l'acide gallique, ensuite comme un glucoside de l'acide digallique $C^6H^2(OH)^3CO^2 — C^6H^2(OH)^2CO^2H$, puis enfin comme l'anhydride de ce dernier

Avec le **tannin de l'écorce du Chêne**, $C^{17}H^{16}O^9$, il s'agit, au moins pour certains auteurs, d'un glucoside de l'acide gallique, sous l'action des acides on obtiendrait du glucose et du phlobaphène

Citons pour mémoire, comme autres tannins, l'**acide ellagique** (Haricot, écorce du Chêne, rhizôme de *Potentilla Tormentilla*), le tannin du bois de Chêne, la catéchine (bois de l'*Acacia Catechu*), le tannin du *Polystichum Filix Mas*, celui du bois d'Aulne, ces deux derniers rentrant, avec beaucoup d'autres, dans la catégorie des glucosides

Gonis a signalé l'existence d'une relation étroite existant entre les glucosides et les tannins, nous avons etudié précédemment, à titre d'exemple, la localisation de l'esculine dans le Marronnier d'Inde, où il existe dans les différents organes de la même

plante un tannin, l'acide esculitannique $C^{26}H^{24}O^{12}$, à noyau pyrocatechique

Comme l'esculine l'acide esculitannique est localise dans certaines cellules de parenchyme et sa distribution peut être étudiée à l'aide de procedés analogues à ceux qui servent à determiner la localisation de l'esculine, or on constate que la répartition des deux substances est absolument la même, elles apparaissent toutes deux dans les parenchymes et surtout dans l'épiderme, l'endoderme, la zone périmédullaire, dans les cotylédons où il n'existe pas d'esculine il n'y a pas non plus d'acide esculitannique, les deux substances apparaissent simultanément et enfin on peut montrer que ce sont les mêmes cellules qui contiennent les deux matieres

Abandonnons une coupe dans une solution de molybdate d'ammoniaque et suivons les progres de la localisation, quand celle-ci est suffisamment nette et que les cellules a acide esculitannique sont devenues nettement jaunes, effectuons sur la coupe la reaction de SONNENSCHEIN (acide azotique.puis ammoniaque), les cellules jaunes prennent une vive coloration rouge, caracteristique de l'esculine Il existe donc dans une même cellule à la fois de l'esculine et de l'acide esculitannique et on est amene a l'idee qu'on se trouve en présence d'une combinaison, d'un esculitannate d'esculine

Des faits d'un autre ordre viennent à l'appui de cette manière de voir, l'esculine est insoluble dans l'alcool alors que l'acide esculitannique s'y dissout, or si on traite les tissus par l'alcool on constate

qu'ils ne donnent plus les réactions de l'esculine, le fait ne peut s'expliquer que par l'existence d'une combinaison des deux substances, combinaison qui est soluble dans l'alcool.

### Signification physiologique des tannins

Nous ne sommes pas plus renseignés sur le rôle physiologique des tannins que sur celui des glucosides, il s'agit de substances dont la formation est influencee par la lumiere, mais nous avons déjà dit que cela ne prouve pas qu'il s'agisse de produits directs de l'assimilation chlorophyllienne et que le fait est insuffisant pour conclure a la nature de reserve

En ce qui concerne leur devenir il ne paraît pas le plus souvent que les tannins disparaissent ou subissent un abaissement dans leur taux, il faut cependant excepter ceux qu'on trouve dans certains fruits charnus, tels que ceux de beaucoup de Rosacées (Pomme, Nèfle ), et qui, abondants avant la maturation disparaissent peu à peu pendant que cette dernière s'effectue, nous reviendrons ailleurs sur ce phénomène.

## C — ACIDES ORGANIQUES

Alors que le cytoplasme est neutre ou alcalin, le suc cellulaire des végétaux présente une réaction acide, elle est due à la présence d'acides organiques libres ou de sels acides correspondants.

Il n'entre pas dans notre plan de considérer à

cette place les acides organiques au point de vue de leur formation ; ils dérivent en effet des sucres par un processus d'oxydation dont l'étude trouvera tout naturellement sa place lorsque nous envisagerons les phenomènes respiratoires. Nous nous contenterons pour l'instant de reconnaître quelle est la nature de ces substances et quels sont les caractères de leur répartition chez les végétaux, ayant à considerer bientôt leur rôle possible dans la nutrition des vegetaux hetérotrophes ou même des plantes chlorophylliennes.

Le plus simple des acides organiques qu'on rencontre dans le règne végétal est l'**acide formique** H $CO^2H$, qui existe dans les poils urticants de l'Ortie, ainsi que dans les feuilles de *Sempervivum tectorum*, d'*Abies pectinata*, les fruits de *Ceratonia Siliqua* et de *Tamarix indica*, chez l'*Æthalium septicum* et les Vauchéries parmi les Thallophytes

Le meilleur réactif histologique de l'acide formique est l'azotate de cérium qui donne naissance à du formiate de cérium insoluble, cristallisant sous forme de dodécaèdres pentagonaux

L'acide **oxalique**, $CO^2H - CO^2H = C^2O^4H^2$, est le plus repandu des acides organiques chez les végétaux, il existe, lorsqu'il est dissous, à l'état libre ou à l'état de sels, il est ordinairement contenu dans des cellules spéciales et se reconnait à l'etat d'oxalate insoluble, soit d'oxalate de calcium, soit d'oxalate de strontium (petites pyramides à base quadratique) ou encore d'oxalate d'argent (cristaux hexagonaux). Nous l'avons vu dériver *in vitro* de l'amidon par l'action de l'acide azotique ; cette

transformation montre sa relation avec les sub stances sucrées

Les oxalates solubles qu'on rencontre chez le plantes sont des oxalates neutres ou acide d potassium, $C^2O^4K^2$ et $C^2O^4KH$, (c'est l'oxalate acid qu'on observe dans les feuilles d'Oseille, d'Oxalis de *Begonia*, d'*Atropa*) ou de l'oxalate de sodium que presentent par exemple diverses plante maritimes (*Salicornia*, *Suæda*)

Souvent c'est à l'etat d'oxalate de calcium inso luble qu'existe l'acide en question dans les vege taux, il se presente sous forme de cristaux appar tenant soit au système du prisme droit à base car ree, soit au systeme du prisme oblique à bas rhombe Les premiers, correspondant à la formul $C^2O^4Ca + 3H^2O$, peuvent être isolés et ont frequem ment la forme d'octaèdres (*Begonia*), ou sont grou pes pour constituer la *mâcle* dite *en oursin,* qu'or observe dans un tres grand nombre d'espèces végé tales Les seconds sont moins hydratés

$$C^2O^4Ca + H^2O$$

isolés ou groupés en longues aiguilles formant un faisceau appele *raphide* (*Arum* et de nombreuses Monocotylédones)

Les deux formes ont éte reproduites artificielle- ment et se trouvent liees en particulier à la plus ou moins grande consistance du suc cellulaire, lorsque celui-ci contient beaucoup de substances gom- meuses ou mucilagineuses c'est la seconde forme qui se constitue

L'oxalate de calcium, insoluble dans l'eau, l'est

également dans l'acide acétique, il est par contre soluble dans l'acide chlorhydrique et l'acide sulfurique, avec ce dernier acide il se forme du sulfate de calcium qui cristallise

Citons pour mémoire l'**acide acétique**, $CH^3\ CO^2H$, et l'**acide succinique**, $CO^2H - (CH^2)^2 - CO^2H$, qui se forment dans diverses fermentations, mais n'ont pas été signalés dans le corps des plantes supérieures

Quand aux homologues supérieurs de l'acide acétique et rentrant dans la formule générale .

$$CH^3\ (CH^2)^{n-2}\ CO^2H = C^4H^{2n-2}O^2$$

nous les verrons entrer dans la constitution des corps gras et les considererons avec ces dernières substances

### Acides-alcools

A côté des acides précédents vient se placer toute une catégorie de corps qui possèdent à la fois la fonction acide et la fonction alcool

L'**acide glycolique**, $CH^2OH\ CO^2H$, l'**acide glycérique**, $CH^2OH - CHOH - CO^2H$, l'**acide lactique**, $CH^3\ CHOH\ CO^2H$, sont des produits de fermentation des sucres, il en est de même des acides **saccharique** et **mucique** $CO^2H\ (CHOH)^4\ CO^2H$ Mais chez les plantes supérieures on rencontre surtout les trois acides suivants .

L'**acide tartrique**, $CO^2H\ (CHOH)^2\ CO^2H$, qui existe dans le raisin à l'état de bitartrate de potassium, on l'a signalé également dans les fruits du Mûrier, du

*Mahonia,* de l'Ananas, du Concombre de la Tomate, dans les tubercules de la Pomme de terre et du Topinambour Il est précipité à l'état de sels de calcium en cristaux rhombiques, solubles dans l'acide acétique à 2 %

**L'acide malique**, $CO^2H\ CHOH.CH^2\ CO^2H$, est beaucoup plus fréquent et se rencontre dans les pommes, les groseilles, les sorbes, les cerises, ainsi que dans les tiges et les feuilles de plantes grasses (Crassulacées, Cactées, Euphorbes grasses), il existe à l'etat libre ou de malate neutre de calcium qui précipite en sphérites par l'alcool, soit sous forme de malate, soit sous celle de de malophosphate

Enfin **l'acide citrique**

$$\begin{array}{c} CO^2H - CH^2 - \underset{\displaystyle |\atop \displaystyle CO^2H}{COH} - CH^2 - CO^2H \end{array}$$

qui est tribasique, est mélangé aux précédents dans les groseilles, les framboises, le citron, on l'a aussi signalé chez quelques graines (Lupin blanc).

On peut le caractériser par la réaction de Denigès, consistant à faire agir du sulfate mercurique à l'ébullition, puis à additionner d'un peu de permanganate de potassium à 2 %, il se produit de l'acide acétone-dicarbonique qui, réagissant sur le sulfate mercurique forme une combinaison insoluble.

En présence des sels de calcium l'acide citrique produit à l'ébullition un citrate tricalcique qui se précipite peu à peu à l'état cristallisé.

Il existe d'autre part tout une categorie d'acides organiques appartenant à la serie aromatique, mais

ils sont beaucoup moins importants que les précédents et il nous suffira de citer l'acide gallique $C^6H^2(OH)^3CO^2H$, que nous avons déjà signalé à propos des tannins, ainsi que sur l'acide benzoïque $C^6H^5.CO^2H$, que nous verrons accompagner les oléorésines

# CHAPITRE V

## CORPS GRAS, LIPOIDES, CIRES

---

### A — CORPS GRAS

#### 1. Caractères généraux

Les graisses végétales jouent un rôle physiologique analogue a celui des sucres, il s'agit de substances généralement liquides à la température ordinaire et désignées alors sous le nom d'*huiles*, quelquefois elles sont solides, comme les graisses animales, à la température ordinaire, c'est le cas de la matière grasse extraite des graines de *Bertholletia excelsa*, ou bien elles présentent une consistance plus ou moins molle, ce sont alors des *beurres*, tels que celui de Cacao, provenant des graines de *Theobroma Cacao*, celui de la Muscade extrait des graines de *Myristica fragrans*, celui de Coco. Les points de congélation de ces diverses substances grasses sont très différents, comme l'indiquent les quelques nombres qui suivent :

| | | | |
|---|---|---|---|
| Cacao | 32° | Amande douce | — 10° |
| Palme | 30° à 40° | Coton | — 12° |
| Cocotier | 21° à 31° | Ricin, Œillette | — 18° |
| Olive | 2° à 6° | Noisette | — 20° |
| Moutarde. | 0° | Lin | — 27° |
| Navette | — 4° | Noix, liquide à | — 28° |
| Arachide | — 7° | | |

Agitées vigoureusement avec de l'eau, les huiles se résolvent en une multitude de globules, il se forme une *émulsion* ayant l'aspect laiteux (le lait n'est d'ailleurs pas autre chose qu'une emulsion), si l'agitation n'a pas été suffisamment énergique les globules se réunissent plus ou moins rapidement à la surface de l'eau quand elle a cessé, par une agitation tres puissante on obtient au contraire des émulsions permanentes, celles-ci sont réalisées plus aisément par l'emploi d'eau alcalinisée à l'aide d'un peu de soude ou de potasse ou d'eau contenant en solution certaines substances telles qu'une mucine ou une saponine.

Les corps gras peuvent se rencontrer dans les divers organes des plantes supérieures, mais c'est avant tout dans les graines et dans quelques fruits qu'elles existent en abondance, on observe pour ces organes des teneurs de l'ordre des chiffres rapportés ci-dessous

| | | | |
|---|---|---|---|
| Graines de Coton | 20 % | Graines d'Amandier | 53 % |
| — Lin | 34 % | — Noix | 60 % |
| — Œillette | 41 % | — Ricin | 66 % |
| — Colza | 42 % | Péricarpe de l'olive | 20 % |

Toutes ces substances sont plus légères que l'eau (leur densité varie de 0,91 à 0,98), insolubles dans

l'eau, elles se dissolvent dans l'ether, l'ether de pétrole, le sulfure de carbone, le chloroforme, la benzine, l'acétone, elles sont ordinairement peu solubles dans l'alcool à froid, sauf certaines, au nombre desquelles figure l'huile de Ricin

Industriellement on extrait les huiles par compression, mais dans les recherches de physiologie végétale on procede généralement en traitant les organes desséches par un des solvants que nous venons de signaler et particulièrement par l'éther ou par l'éther de pétrole, on dissout alors non seulement les matieres grasses proprement dites que nous considérons en ce moment (et d'une manière qui peut être incomplète), mais encore toute une série de corps ayant à cet égard les mêmes propriétés, on retrouve dans l'extrait par l'ether des corps appartenant à la série des lipoides que nous signalerons ultérieurement, des essences, des résines, des glucosides, des alcaloides, des acides organiques, des pigments du groupe de la chlorophylle et de la carotine, l'ensemble de ces matières ne paraît pas d'ailleurs dépasser ordinairement 3 % de l'extrait total ; une série de manipulations, sur lesquelles nous n'avons pas a nous étendre ici, permet de se débarrasser de ces impuretés

Les substances grasses presentent, en dehors des propriétes physiques que nous venons de leur reconnaitre, un indice de refraction assez considérable, variant de 1,47 à 1,49, qui fait apparaître d'une manière très nette à l'examen microscopique les globules huileux contenus dans un liquide aqueux. Elles sont ordinairement peu actives vis à

vis de la lumière polarisée, il n'y a guere d'exception a cet égard que pour les huiles de Ricin ($\alpha_D = +40°7$) et de Croton ($\alpha_D = +42°65$).

### 2 Composition chimique des substances grasses

Les corps gras constituent un groupe très homogène au point de vue de leur constitution chimique, ce sont des éthers neutres de la glycérine ; cette dernière substance est un alcool trivalent $C^3H^8O^3 = CH^2OH—CHOH—CH^2OH$, quant aux acides qui l'étherifient pour former les huiles, ce sont des acides gras monovalents, et c'est par leur nature que se distinguent les différentes substances grasses, les acides entrant dans la constitution des corps gras appartiennent aux cinq catégories principales suivantes :

A. *Acides saturés* de formule générale

$$C^nH^{2n}O^2 = CH^3(CH^2)^{n-2}—CO^2H,$$

il s'agit de la série de l'acide acétique comprenant les termes

| | | | |
|---|---|---|---|
| $C^2H^4O^2$ | acide acétique | $C^{12}H^{24}O^2$ | acide laurique |
| $C^3H^6O^2$ | — propionique | $C^{14}H^{28}O^2$ | — myristique |
| $C^4H^8O^2$ | — butyrique | $C^{16}H^{32}O^2$ | — margarique |
| $C^5H^{10}O^2$ | — isovalérianique | $C^{18}H^{36}O^2$ | — stéarique |
| $C^{10}H^{20}O^2$ | — caprolque | $C^{20}H^{40}O^2$ | — arachique |

B *Oxacides saturés* de formule generale $C^nH^{2n}O^4$, tels que l'acide distéarique $C^{18}H^{36}O^4$.

C. *Acides non saturés* $C^nH^{2n-2}O^2$, présentant *une liaison bivalente* (série acrylique), les plus connus

sont l'acide oléique $C^{18}H^{34}O^2$, pouvant s'écrire $CH^3\,(CH^2)^7\,CH = CH\,(CH^2)^7\,CO^2H$, son isomère l'acide pétrosélinique dont la formule est

$$CH^3\,(CH^2)^{10}\,CH = CH\,(CH^2)^4.\,CO^2H,$$

et l'acide érucique $C^{22}H^{42}O^2$

D *Acides non saturés* $C^nH^{2n-4}O^2$, présentant *deux liaisons bivalentes;* le type en est l'acide linoléique $C^{18}H^{32}O^2$ pouvant s'écrire

$$CH^3\,(CH^2)^4\,CH = CH.CH^2\,CH = CH\,(CH^2)^7\,CO^2H$$

E *Oxacides non saturés,* représentés surtout par l'acide ricinique $C^{18}H^{34}O^3$ ou

$$CH^3.(CH^2)^5\,CHOH\,CH^2\,CH = CH(CH^2)^7\,CO^2H$$

Si par exemple trois molécules d'acide stéarique réagissent sur une molécule de glycérine, il se formera une tristearate de glycérine ou tristéarine, plus simplement encore de la stearine, avec élimination d'eau.

$$C^3H^5(OH)^3 + 3C^{18}H^{36}O^2 = C^3H^5(C^{18}H^{35}O^2)^3 + 3H^2O$$

Le plus généralement une graisse n'est constituée qu'aux dépens d'un unique acide gras; quelquefois, cependant, il entre deux acides gras dans une même substance grasse qui est alors un éther composé; c'est le cas de l'oléodistéarine et de l'oléodipalmitine qu'on observe dans le beurre de Cacao.

D'autre part, les corps gras qu'on extrait des végétaux sont toujours des mélanges de différents éthers de la glycérine, en proportions variables, dans le cas des huiles, c'est ordinairement la trioléine qui prédomine et c'est à elle que le mélange correspondant de corps gras doit d'être

liquide à la température ordinaire, lorsque l'huile reste solide dans ces conditions, c'est qu'il existe de fortes proportions de palmitine fondant a + 62°, ou de stéarine fondant à + 71°5

Comme tous les ethers, les substances grasses se dédoublent en présence d'eau surchauffee (200°) ou d'alcalis à chaud, pour régénérer l'acide gras et la glycérine, si on opère en présence d'une base, il se forme un sel correspondant à l'acide gras et désigné sous le nom de savon, en opérant en présence de soude on a ainsi

$$C^3H^5(C^{18}H^{35}O^2)^3 + 3\,NaOH = C^3H^5(OH)^3 + 3C^{18}H^{35}NaO^2$$

On peut également obtenir des savons de chaux, de plomb, de zinc, d'argent

Le phénomène de la saponification permet de distinguer les corps gras des autres substances extraites en même temps qu'elles par l'ether et, d'autre part, quand il s'agit d'huiles complexes, il peut donner des renseignements sur leur composition, on appelle *indice de saponification* le nombre de milligrammes de potasse qui determine la saponification complète d'un gramme d'huile; plus l'huile est riche en acides de faible poids moléculaire, plus l'indice de saponification est naturellement élevé, sa valeur est d'environ 190 pour la trioléine et la tristéarine, elle atteint 557 pour la tributyrine et devient égale à 722 pour la triacétine.

On peut séparer les différents acides gras les uns des autres, après saponification, par différents procédés basés sur leur distillation possible ou sur leurs propriétés différentielles vis à vis de solvants

appropriés La présence et l'importance quantitative des acides gras non saturés s'évaluent d'autre part en se basant sur la propriété qu'ont ces substances de fixer deux atomes d'iode par double liaison, c'est ainsi qu'une molecule d'acide oléique fixe deux atomes d'iode, une molécule d'acide linoléique en fixe quatre ; on appelle *indice d'iode* la quantité d'iode fixée par 100 grammes d'huile.

La présence de la glycérine se traduit par la formation, lorsqu'on traite un corps gras à chaud par l'acide sulfurique concentré, d'aldéhyde acroléique ou acroléine, $CH^2 - CH = COH$, reconnaissable à son odeur et a son action irritante sur la conjonctive, on peut par cette réaction distinguer les substances grasses proprement dites de substances ayant certaines propriétés physiques identiques, la détermination quantitative de la glycérine provenant de la saponification d'une huile vient fournir un nouveau renseignement sur la composition de celle-ci.

En dehors des acides gras engagés à l'état d'éthers neutres de la glycérine dans une substance grasse, il peut en exister en quantité plus ou moins considérable à l'état libre, on détermine le taux d'une huile en acides gras libres par la quantité d'alcali nécessaire pour les neutraliser *(indice d'acide)*, on peut déterminer cet indice pour les acides libres insolubles dans l'eau et pour ceux qui sont solubles dans l'eau

L'*indice d'acétylation*, autre caractéristique des matières grasses, est le nombre de milligrammes de potasse qui neutralisent l'acide acétique obtenu

par saponification de 1 gramme de matiere acetylee par l'anhydride acetique, ce nombre renseigne sur la quantité d'oxacides existant dans la substance, il peut varier de 7 (huile de Lin) à 149 (huile de Ricin).

Ces différents indices, joints à la densité, au point de fusion, a l'indice de refraction, a l'élévation de temperature produite par l'addition d'acide sulfurique, permettent de caractériser les différentes matieres grasses

### 3 État naturel, localisation

Les différentes huiles extraites des végetaux peuvent se reconnaître, en dehors des propriétés physiques et chimiques précédentes, par une série de reactions colorees, dues à la présence de matières accessoires, c'est ainsi qu'avec le sulfomolybdate acide de sodium les huiles d'amande douce, de coton, de lin, de noix, d'œillette donnent une coloration brun noir, l'huile d'arachide dans les mêmes conditions devient rouge pourpre, l'huile de citrouille d'un beau vert, celle de sésame d'un vert olive En mélangeant volumes egaux d'huile et d'acide nitrique on obtient de même, après agitation, des colorations de l'huile et de l'acide permettant de distinguer l'origine de l'huile, c'est ainsi que l'huile d'olive devient d'un blanc verdâtre, l'huile d'œillette prend une couleur abricot, l'huile de navette devient rouge orangée, celle de coton acquiert une teinte marron, celle de chénevis une coloration brun rougeâtre, celle de lin une teinte rouge cerise

Les substances grasses contenues dans les graines n'y existent pas à l'etat de gouttelettes visibles au microscope, du moins quand les tissus sont intacts, quand il s'agit de graisses solides a la temperature ordinaire elles peuvent s'observer à l'etat de cristaux isolés ou groupés (*Theobroma Cacao, Myristica, Bertholletia, Ælœis*), mais dans le cas des huiles proprement dites il s'agit d'émulsions cytoplasmiques très fines dont on ne peut distinguer les particules, les gouttelettes apparaissent par contre lorsque de l'eau vient a pénétrer dans les tissus

La nature oléagineuse de ces gouttelettes peut

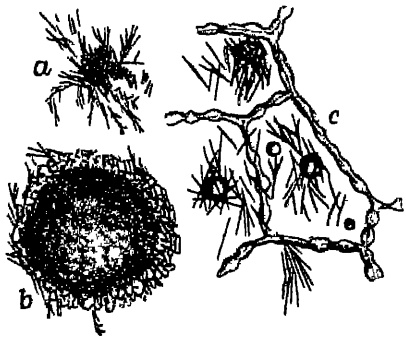



Fig 64 — Saponification de gouttelettes huileuses aboutissant à la formation d'un savon cristallin, en *a* et *b*, gouttelettes d'huile isolées en voie de transformation

s'etablir par un certain nombre de réactions microchimiques Elles ne sont ordinairement pas solubles dans l'alcool ni dans l'acide acétique, alors que les composés terpeniques le sont, si on porte une

coupe à 120°-130° les essences se volatilisent alors que les huiles subsistent, elles présentent d'ailleurs comme les essences la propriété de réduire l'acide osmique et de fixer la teinture d'alkanna, en présence d'acide chlorhydrique gazeux elles prennent une coloration jaune orangée, elles fixent le Soudan III Mais la meilleure maniere de caractériser microchimiquement les substances grasses dans un tissu végétal est de realiser leur saponification en présence d'une solution alcoolique de potasse et d'ammoniaque, les gouttelettes d'huile se transforment dans ces conditions en masses cristallines constituées par des savons (fig 64).

### 4 Formation des substances grasses dans les graines

Nous avons déjà dit que c'est surtout dans les graines que les huiles se rencontrent et c'est là que nous les considérerons tout d'abord, on peut estimer que les espèces de Phanérogames dont les graines présentent des quantités appréciables d'huile representent environ les 4/5 des espèces totales, tantôt, comme chez les Graminées, c'est surtout l'embryon qui est riche en matieres grasses, tantôt c'est l'albumen qui contient des substances de réserve qui viennent se superposer à des matières amylacées ou cellulosiques, on se fera une idée de la richesse des différentes graines en matières grasses par les nombres suivants qui se rapportent, soit a des espèces où les reserves sucrées prédominent, soit a des graines franche-

ment oleagineuses (KÖNIG) (ces nombres correspondent à 100 de matiere sèche)

| | | HUILES | SUCRES |
|---|---|---|---|
| GRAINES AMYLACÉES | Blé | 1,85 | 68,65 |
| | Chêne | 3,08 | 46,83 |
| | Marronnier | 5,14 | 68,25 |
| GRAINES OLÉAGINEUSES | Chanvre | 32,58 | 21,06 |
| | Lin | 33,64 | 23,03 |
| | Œillette | 40,79 | 18,72 |
| | Amande | 53,02 | 7,84 |
| | Cocotier | 67,00 | 12,44 |

Comment se constituent ces réserves de matière grasse ? Toutes les recherches qu'on a faites pour repondre à cette question ont consisté à effectuer des analyses de graines à différentes phases de leur developpement et à comparer les teneurs en substances grasses à celles des autres matières, en particulier les matières sucrées C'est ce qu'a realise MÜNTZ pour les graines de Colza, nous transcrivons ci-dessous les nombres correspondant aux quantités, rapportées à 100 de matière sèche, de substances grasses, d'amidon, de saccharose et de sucres réducteurs contenus à différents stades, définis par le poids de la graine desséchée

| POIDS de la GRAINE desséchée (mg) | CORPS GRAS | AMIDON | SACCHAROSE | SUCRES réducteurs |
|---|---|---|---|---|
| 1,21 | 14,2 | 19,9 | 10,7 | 8,3 |
| 1,55 | 21,0 | 18,5 | 7,7 | 7,4 |
| 1,91 | 31,5 | 13,4 | 5,1 | 5,0 |
| 3,79 | 44,4 | 6,8 | 2,1 | 3,1 |
| 4,94 | 43,6 | 2,6 | 4,6 | 2,5 |
| 4,98 | 41,7 | 1,3 | 4,9 | » |

On voit que les sucres réducteurs diminuent très graduellement d'une manière relative ; de même l'amidon, ainsi que le saccharose, du moins dans la première période, les matières grasses augmentent au contraire régulièrement, sauf vers la fin du développement. Si on fait abstraction des deux dernières analyses on est amené à considérer que les matières grasses, qui n'existent pas dans les tissus environnant la graine, se constituent *sur place* aux dépens des sucres arrivant dans cette graine, leur formation est donc de tout point comparable à celle des polysaccharides de réserve

Vers la fin du développement de la graine de Colza nous voyons la quantité relative d'huile diminuer un peu par suite d'une mise en réserve du saccharose, mais celle-ci ne se produit pas pour toutes les graines et les analyses suivantes, effectuées par Leclerc du Sablon sur les graines de Ricin, nous donnent les résultats ci-dessous

| POIDS DE LA GRAINE DESSÉCHÉE (mgr) | CORPS GRAS | SACCHAROSE | SUCRES RÉDUCTEURS |
|---|---|---|---|
| 40 | 5,6 | 7,4 | 16,2 |
| 48 | 17,3 | 4,6 | 6,7 |
| 73 | 34,2 | 3,8 | 2,2 |
| 160 | 53,4 | 1,5 | 0,7 |
| 201 | 59,7 | 1,1 | 0,6 |

La mise en reserve des matieres grasses est ici absolument continue, pour les deux espèces de graines l'allure generale du phénomène est du reste essentiellement la même, ce sont les sucres, dont nous avons vu l'origine dans l'acte chlorophyllien, qui se mettent en reserve dans les graines aussi bien sous forme de matières grasses que sous celle de polysaccharides plus ou moins complexes.

Or la transformation des sucres en substances grasses implique une perte d'oxygène, si nous supposons que nous partions du glucose $C^6H^{12}O^6$ pour aboutir a la trioléine

$$C^3H^5(C^{18}H^{33}O^2)^3 = C^{57}H^{104}O^6$$

la formule rendant compte de cette transformation peut s'ecrire .

$$20\,C^6H^{12}O^6 + 40\,O^2 = C^{57}H^{104}O^6 + 63\,CO^2 + 48\,H^2O$$

la réaction aboutit à un dégagement de gaz carbonique supérieur au volume d'oxygène fixé, le quotient respiration $\frac{CO^2}{O^2}$ doit donc être modifie à ce moment dans la graine et avoir une valeur nettement superieure a l'unité, c'est ce qui se produit en

effet, comme nous le constaterons lorsque nous étudierons les variations que présentent les échanges gazeux en fonction des diverses réactions qui se produisent à chaque phase du développement d'un organe determiné

Une démonstration plus directe de la formation sur place des huiles dans les graines a été donnée par PFEFFER, des graines de Pivoine, enlevées d'une capsule encore assez éloignée de sa maturité, et qui par consequent ne recevaient plus aucune substance de l'extérieur, ont présenté une diminution de l'amidon préalablement formé et une augmentation correspondante de matières grasses

Enfin l'extrait éthéré des feuilles d'un végétal dont les graines sont oléagineuses reste très sensiblement constant pendant que l'huile s'accumule dans ces dernières et diffère notablement par ses propriétés chimiques de la matière de réserve qui se constitue dans les graines.

Dans quel ordre se forment les deux composants des matieres grasses, la glycérine et les acides gras et de quelle manière se produisent-ils ?

Il est tout d'abord digne de remarque que l'analyse des plantes ne permet pas de mettre en évidence la glycérine, FISCHER admet qu'elle trouve son origine dans le glucose avec, comme produits intermédiaires, la dioxyacétone ou l'aldéhyde glycérique, mais il s'agit d'une simple hypothèse à laquelle ne correspond aucun argument d'ordre expérimental.

Quant aux acides gras, ils paraissent, d'après les recherches d'IWANOW, exister à l'état libre dans les

premieres phases du développement des graines oléagineuses, pour diminuer ensuite, l'indice d'acidite passe, dans les graines de Colza, de 74,3 a 13,9 dans le premier mois, pour n'être plus enfin que de 9,4 au moment de la maturité des graines, il semble donc bien qu'il se constitue d'abord des acides gras aux depens des sucres et que l'éthérification ne se produit qu'ensuite.

Les nombres suivants, donnés par RECHENBERG, nous donnent des renseignements analogues sur la quantite d'acides gras, ceux-ci sont surtout abondants dans les premiers stades de la formation des graines (les nombres sont rapportés à 100 de graisses)

| | GRAINES | |
|---|---|---|
| | JEUNES | DEMI MURES |
| Chou-Rave | 0,133 | 0,036 |
| Chou-Navet | 2,137 | 0,032 |
| Caméline | 2,070 | 0,324 |

Dans les graines de Lin, où les acides non saturés sont finalement abondants, on constate d'une manière analogue que l'indice d'iode va en s'élevant au cours de la maturation, passant de 120 à 175, les acides non saturés apparaissent donc comme dérivant d'acides saturés qui seraient les premiers à se produire.

Quant au mécanisme de la transformation des sucres en acides gras, on l'ignore absolument et on en est réduit à cet égard, comme pour la glycérine,

à des hypotheses, on a supposé par exemple que le glucose se transforme en aldéhyde glycérique, en acide lactique et aldéhyde acétique; deux molecules de ce dernier corps se condenseraient pour donner de l'aldéhyde sorbinique, ce dernier à son tour serait oxyde et se transformerait en un acide correspondant, qui pourrait de son côte aboutir par réduction à l'acide caproique, trois molécules d'aldehyde sorbinique aboutiraient par réduction partielle à de l'acide oléique et par réduction totale à de l'acide stéarique, mais ce sont là simples jeux de chimie organique

Nous supposons ici implicitement que les acides gras ainsi que la glycérine se forment sur place dans la graine, à partir des sucres qui arrivent à cet organe

### 5 Formation des substances grasses dans les fruits

La plupart des recherches relatives à la formation de l'huile dans le péricarpe de l Olive ont conduit à des conclusions analogues Dans une première période de developpement, vers la fin de juin, le péricarpe ne contient que 1,4 % d'huile, puis, vers le 15 août, alors que le noyau présente un poids de 170 à 400 milligrammes, ce dernier poids étant à peu près le poids maximum, la teneur en huile est de 4 à 15 %, à la fin d'août commence une deuxième période, caractérisée par un accroissement rapide, elle se termine vers le début d'octobre, la teneur en huile est alors de 30 à 62 %, dans une troisième période, qui s'étend jusqu'au 15 novembre, on

observe une legère diminution du taux de l'huile qui peut s'abaisser a 50 %

On a tout d'abord pense que la formation de l'huile dans le pericarpe de l'Olive s'effectuait aux dépens de la mannite (DE LUCA, GERBER), on a reconnu depuis (HARTWICH et ULMANN, FUNARO) que la mannite n'existe qu'en très petite quantite dans la feuille de l'Olivier et qu'on n'en trouve dans le fruit que lorsqu'une grande quantité d'huile a déjà éte élaboree, il semble donc bien que la mannite ne soit pas une substance primitive et qu'elle provienne, comme l'huile elle-même, de sucres réducteurs

Comme dans les graines, le quotient respiratoire de l'Olive qui est d'abord inferieur à l'unité devient plus grand que quand l'huile se forme dans le péricarpe, pour reprendre une valeur plus faible que l'unité dans la dernière période

A propos de l'Olive il y a lieu de signaler les conclusions de SCURTI, TOMMASI et FORNAINI, relatives à l'origine des acides gras, au lieu de les considérer comme se formant *in situ* aux dépens des sucres, les auteurs cités pensent qu'on est en présence d'une transformation d'un alcool supérieur, l'*oléanol*, $C^{31}H^{50}O^{3}$, qui prend naissance dans la feuille en même temps que les sucres et qui serait transporté dans le fruit, où il subit la transformation en matière grasse Cet alcool cireux se retrouve dans le fruit vert au début d'août, puis on le voit diminuer en même temps qu'apparaissent des acides gras non saturés (oléique, linoléique) et des acides gras saturés (palmitique, stéarique)

existant à l'état libre, à la fin de septembre l'oléanol a disparu et l'huile est sensiblement pure

On voit que cette nouvelle hypothèse est tout à fait différente de celle que nous avons été amenés à admettre pour les graines, de nouvelles recherches établiront si elle est fondée et, dans ce cas, si elle doit s'étendre aux graines.

La remarque que nous avons faite à propos des substances sucrées s'accumulant dans les fruits s'applique au cas des substances grasses, on ne peut les considérer comme des matières de réserve, si ce terme correspond implicitement a des substances utilisées par la plante après leur formation

### 6 Formation de substances grasses dans d'autres organes

La présence d'huile en quantité assez considérable est un fait rare dans des organes autres que les précédents, mais les substances grasses peuvent s'y observer à un faible taux

Parmi les rhizômes on ne connaît guère que ceux du *Cyperus esculentus*, du *Bupleurum stellatum* et de *Parnassia* qui soient vraiment oleagineux, le premier contient jusqu'à 28 % d'huile, mais très généralement la teneur des rhizômes en huile est comprise entre 0,2 et 2 %, voici d'ailleurs quelques chiffres qui donnent une idée de la richesse en huile de divers organes souterrains

| | | |
|---|---|---|
| Rhizômes | *Polystichum Filix Mas* | 6 % |
| | *Iris germanica* | 9,6 |

| | | |
|---|---|---|
| Tubercules | Crosne | 0,18 |
| | Betterave | 1,82 |
| Racines | Chicorée | 0,20 |
| | Carotte . . | 3,82 |
| Bulbes d'Oignon | | 2,08 |

La composition des huiles de ces organes est d'ailleurs assez semblable à celle des huiles de graines ou de fruits, celle qu'on extrait des rhizômes de *Cyperus esculentus* contient surtout de la trioléine, de la myristine, de la palmitine et de la stéarine Il est bien vraisemblable que les huiles jouent dans les organes souterrains le même rôle de réserve que pour les graines, mais elles ont été peu étudiées au point de vue de leur formation comme a celui de leur utilisation

Dans les tiges ligneuses ce sont ordinairement des sucres, surtout de l'amidon et des hémicelluloses, qui s'accumulent pour constituer des réserves, mais il arrive assez fréquemment que pendant l'hiver on observe une diminution dans la teneur de ces organes en amidon et qu'en même temps apparaissent des substances grasses, les branches de Tilleul peuvent aussi présenter une teneur en huile atteignant 10 °/₀ de la matière sèche, on a trouvé jusqu'à 50 °/₀ d'huile dans les tiges de *Juglans cinerea ;* il s'agit encore de substances ayant la même constitution que celles des graines et formées essentiellement d'oléine, de palmitine et de stearine.

Ces faits ont tout d'abord été établis par voie histologique, mais on a pu montrer par des analyses comparées, faites à diverses époques, que la quantité d'huile qui se forme ainsi correspond bien a la

quantité d'amidon qui disparaît, dans nos régions, c'est à partir de la fin d'octobre et pendant tout le mois de novembre que s'effectue cette transformation, et on peut constater qu'elle debute dans les parties périphériques chlorophylliennes des jeunes rameaux, il s'agit d'une transformation s'effectuant sur place, à l'intérieur de chaque cellule amylacée, sans qu'il y ait transport de matière d'une cellule à l'autre, et on peut suivre au microscope les progrès de la transformation des grains d'amidon en gout-

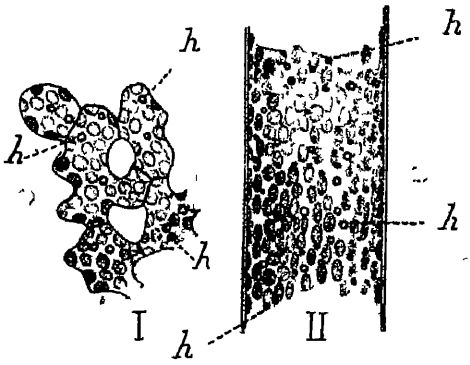



Fig 65 — Gouttelettes huileuses *h* s'observant dans les cellules chlorophylliennes de *Musa* (I) ou de Vauchérie (II)

telettes huileuses. Les feuilles persistantes, telles que celles des Conifères, présentent le même phenomène.

Les huiles sont abondantes dans les grains de pollen où elles existent côte à côte avec des substances sucrées, le pollen de *Typha latifolia* en contient 3,6 %, celui du Pin 10,6 %

Les Thallophytes présentent aussi dans leurs c
lules des substances grasses en assez grande qua
tite, qu'il s'agisse d'organes végétatifs ou d'organ
de reproduction On a observé dans les cellul
chlorophylliennes de diverses Algues des goutt
lettes d'huile disposées entre les chloroleucites, p.
exemple chez les Vauchéries (fig 65) et le fait
retrouve dans les feuilles de plusieurs espèces c
Phanérogames, il avait tout d'abord donné à pens
que les huiles étaient élaborées par les feuilles pou
émigrer ensuite vers les organes de réserve, qu
les matières grasses se comportaient ainsi tout à fa
parallèlement aux sucres

Les Champignons contiennent souvent des quan
tités appréciables de matières grasses, le plasmod
du *Fuligo septica* en possède 4 % de sa matièr
sèche; les nombres suivants, également rapportés
100 de substance sèche, indiquent la teneur e
huile présentée par les appareils sporifères d
genre Bolet ·

| | HYMÉNIUM | PARTIE SUPÉRIEURE DU CHAPEAU | PIED |
|---|---|---|---|
| Boletus scaber, | 5,81 | 4,07 | 3,51 |
| — edulis . . . | 7,97 | 5,82 | 4,41 |
| — aurantiacus . | 8,53 | 4,79 | 6,32 |

On a trouvé jusqu'à 30 % d'huile dans les sclérote
du *Claviceps purpurea*; le *Stemigmatocystis nigra* en
contient 4,7 %

Les substances grasses paraissent bien avoir ic

le même rôle de réserve que dans les graines et Perrier a pu déterminer leur formation chez diverses Mucedinees à partir de substances sucrées ou d'acides organiques

Les levures se développant dans des milieux nutritifs favorables présentent une teneur en huile variant de 2 à 5 %, mais on a pu se demander s'il ne s'agissait pas ici, au moins dans certaines conditions, de substances correspondant à une dégénérescence et la même question s'est posée pour les Bacteries qui, elles aussi, présentent fréquemment dans leurs cellules des globules huileux amenant une teneur qui peut atteindre jusqu'à 24 %

## B — LIPOIDES

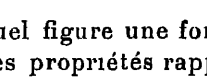
A côte des matières grasses proprement dites que nous venons de considérer, viennent se placer diverses substances ayant avec les précédentes une parenté chimique et des propriétés physiques analogues, on les designe sous le nom de lipoides

C'est d'abord le cas des *lécithines,* qui sont encore des éthers de la glycerine, mais dans la constitution desquelles intervient d'une part le phosphore, d'autre part un noyau azoté nous en reservons l'étude, ainsi que celle des *phosphatides* et des *phytines,* à propos des substances azotées

Mais nous dirons ici quelques mots des *phytostérines,* phytocholestérines ou cholestérines végétales, qui sont très répandues chez les végétaux et qui sont extraites par l'éther en même temps que les substances grasses proprement dites,

Ce sont des substances ternaires, insolubles dans l'eau, solubles dans l'ether de petrole, le chloroforme, l'alcool bouillant, elles peuvent être obtenues a l'etat cristallise, sous forme de fines aiguilles ou de lamelles, mais elles ne présentent pas la propriété d'être saponifiées et ce fait permet de les separer des matières grasses

Il s'agit, comme pour les cholesterines animales, de substances levogyres, dont la formule centésimale est voisine de $C^{27}H^{44}O$, et qui peuvent être représentees par le schéma suivant



dans lequel figure une fonction alcool secondaire.

Diverses propriétés rapprochent ces corps de la serie des terpènes

On connaît différentes reactions colorées des phytostérines, nous ne citerons que les suivantes. En présence d'acide sulfurique concentré, une solution chloroformique de phytostérine donne une coloration rouge sang, quelques gouttes d'une solution, même très étendue, dans de l'anhydride acetique, versees dans de l'acide sulfurique pur, donnent une coloration violette, passant bientôt au vert, de la phytosterine, mise en présence d'acide concentré et de perchlorure de fer, donne naissance, apres addition d'eau, à une couleur rouge violette ou bleue violette

Les phytosterines sont tres répandues chez les végétaux, d'abord extraites des graines oléagi-

neuses ou des huiles qui en proviennent, elles ont été retrouvées dans tous les organes des plantes supérieures ainsi que chez les Thallophytes On a pu en observer dans les graines de Betterave, de Lupin blanc, de la Vigne, dans les huiles de Maïs, de Cocotier, de Sésame, d'Olive. Un grand nombre de ces substances ont été signalées dans les racines de rhizômes (daucostérine, taraxastérine, bryonol. ), de même les feuilles, vertes ou non, en contiennent, de même que l'écorce de la tige

L'ergostérine que TANRET a isolée de l'ergot de seigle est également une phytostérine , des substances semblables ont été reconnues dans beaucoup de Basidiomycètes (Amanites, Polypores, Lycoperdon, *Ustilago*), chez le *Mucor Mucedo* et diverses Bactéries.

Quant à leur signification physiologique, elle nous échappe actuellement

On se rappelle que c'est à des substances lipoïdiques, telles les cholestérines, qu'OVERTON a fait appel pour établir sa théorie de la perméabilité de la membrane cytoplasmique à diverses substances dissoutes

## C — CIRES

Les végétaux sont capables de former des substances analogues à la cire des Abeilles et qui, bien qu'apparentées chimiquement aux substances grasses, en diffèrent par plusieurs caractères physiques et chimiques , il s'agit tout d'abord de corps qui ont une consistance beaucoup plus considé-

rable que celle des graisses, qui présentent un un point de fusion sensiblement plus eleve et se dissolvent moins facilement dans l'alcool bouillant. On retrouve dans les cires des ethers neutres de la glycérine et d'acides gras saturés (palmitine, stearine), mais il existe aussi des éters correspondant à des alcools de poids moléculaire très supérieur à celui de la glycérine, par exemple l'alcool mélissique, $C^{30}H^{62}O$, l'alcool cétylique, $C^{27}H^{56}O$, et à des acides gras monobasiques (acides lignocérique, $C^{24}H^{48}O^2$, cérotique, $C^{25}H^{50}O^2$.), ou bibasiques (acide japanique), de plus, ces acides gras existent à l'état libre en quantité relativement considérable.

A ces différences d'ordre chimique viennent s'en ajouter de natures histologique et physiologique encore plus tranchées, les cires apparaissent d'une manière très générale à la périphérie des végétaux, elles sont liees à l'évolution de la membrane et plus particulièrement de la cuticule des cellules qui sont en contact avec l'air extérieur, elles constituent ainsi une sorte de revêtement à la surface des bourgeons, des feuilles ou ou des fruits, elles manquent par contre le plus souvent à la surface des organes souterrains ou submergés

Les dépôts cireux qu'on observe à la surface des divers organes, et qui apparaissent comme anisotropes, sont insolubles dans l'eau, très peu solubles dans l'alcool bouillant, aisément solubles dans l'éther, par la chaleur elles se résolvent en gouttelettes, si on traite la cuticule de la feuille de Chou ou de plantes grasses, espèces particulièrement riches en ces formations, par de l'ether, on

obtient une solution qui, par évaporation, donne naissance a des cristaux en forme d'aiguilles ou de tablettes, on arrive à un résultat analogue par voie de sublimation.

L'observation microscopique directe des productions cireuses de la cuticule montre qu'il s'agit d'un revêtement extérieur à la cellule, présentant l'aspect d'une pellicule (*Ceroxylon*), de granules (*Eucalyptus*), ou encore de bâtonnets serres les uns entre les autres et dresses perpendiculairement à la surface de la cuticule (fig 66) (Canne à sucre, *Phragmites*) Dans certains cas (*Ceroxylon* ou Palmier à cire) on peut exploiter industriellement ces productions en les recoltant par grattage. C'est surtout chez les plantes xerophytes qu'elles sont répandues, que la sécheresse soit due directement à l'air et au sol, ou qu'elle soit réalisee par une grande concentration du milieu nutritif (plantes maritimes)

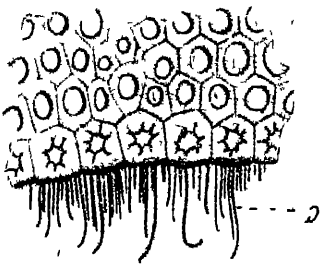



Fig 66 — Revêtement cireux *c* a la surface des cellules épidermiques de *Phragmites communis*

Imperméables à l'eau, les cires amenent une réduction considérable ou totale de la transpiration par voie cuticulaire, elles jouent évidemment le même rôle quand on les observe, comme cela a lieu pour les Conifères, dans l'antichambre des stomates.

Certaines plantes présentent d'autre part, sur leurs tiges ou leurs feuilles, des glandes secretant des substances cireuses (*Ficus, Caladium, Gymnogramme, Cheilanthes*) ; enfin, si les cires sont d'une manière très générale des productions superficielles, on connaît cependant certains cas où elles apparaissent à l'intérieur même des cellules, c'est ce qui arrive pour les fruits de certaines espèces de *Rhus*, de *Myristica Ocuba*, pour le latex du *Ficus cerifiua*, pour le parenchyme des tiges de plusieurs Balanophorées. Chez ces dernières plantes, la cire est quelquefois en assez grande quantité pour que la tige puisse être directement employee comme bougie, la *balanophorine* ne donne pas la réaction de l'acroleine (il ne s'agit pas d'un glyceride), mais fournit une grande quantité d'acide palmitique

Dans les fruits de *Rhus* la substance cireuse se trouve localisee à l'intérieur de cellules de la région moyenne du péricarpe, les cellules prennent l'aspect de cellules pierreuses

# CHAPITRE VI

## ESSENCES; RÉSINES, LATEX

### A — ESSENCES

1 **Caractères généraux, composition chimique**

C'est aux essences, qu'on rencontre fréquemment chez les végétaux, que ceux-ci doivent leur parfum, ces substances ont été aussi appelées *huiles essentielles,* parce qu'elles présentent avec les huiles grasses des caractères physiques communs, comme les huiles proprement dites, elles sont peu solubles dans l'eau, très solubles au contraire dans l'éther, la benzine, l'éther de petrole, l'alcool, le chloroforme, elles apparaissent dans les cellules à l'état de gouttelettes refringentes, mais elles se distinguent des huiles grasses en ce qu'elles sont très volatiles et qu'elles distillent facilement en présence de vapeur d'eau, cette propriété est d'ailleurs utilisée dans l'industrie pour l'extraction des essences

L'essence obtenue à partir d'une espèce végetale déterminée n'est ordinairement pas constituée par

une substance unique, mais par un melange plus ou moins complexe de différents corps dont les principaux appartiennent au groupe des terpènes, on trouvera dans un volume de cette collection (1) tous les renseignements desirables a leur sujet et je me contenterai ici de donner, sous forme tres condensée, la liste des différentes catégories de composés qui peuvent exister dans les essences

I. On rencontre tout d'abord très fréquemment des **carbures terpéniques** qui sont

*a* Des *terpènes* de formule $C^{10}H^{16}$ *bivalents*, tels que le pinène ou terébenthine et le camphene, le camphène hydraté donne un alcool, l'alcool isoborneol $C^{10}H^{18}O$, qui lui-même aboutit par oxydation à une cétone $C^{10}H^{16}O$ qui n'est autre chose que le camphre

*b* Des *terpènes* de formule $C^{10}H^{16}$ *quadrivalents* (sabinène, limonène, phellandrène)

*c* Des *sesquiterpènes* $C^{15}H^{24}$ (cardinene de l'ylang-ylang, caryophyllène)

*d.* Des *polyterpenes* $(C^{10}H^{16})^2$ et $(C^{10}H^{16})^3$

On trouve en outre dans les essences

II Des **alcools** et leurs étheis, ce sont

*a* Des *alcools terpéniques* de formule $C^{10}H^{16}O$ (myrténol, sabinol) ou $C^{10}H^{18}O$ (géraniol, nérol, linanol, thuyol, borneol)

*b* Des *alcools sesquiterpéniques* (santalols, cédrol, camphre de cubèbe)

*c.* Des *alcools non terpeniques de la série grasse*

1) Charabot et Gatin *Le parfum chez les plantes* E S

(alcools méthylique, ethylique ) et leurs éthers correspondant aux acides butyrique, myristique, salicylique, etc .

*d.* Des *alcools non terpéniques de la série aromatique*, tels que l'alcool benzylique, les monophénols (thymol), des diphénols (créosol), des éthers oxydes de phénols (gaiacol, eugénol)

III. Des **aldéhydes** qui sont également ou terpéniques (citral, citronellal) ou non terpeniques et appartiennent alors soit à la série grasse (depuis le formol jusqu'aux aldéhydes laurique et oléique), soit à la série aromatique (aldéhydes benzoique, salicylique).

IV Des **cétones** terpéniques (le camphre du *Laurus camphora* qui est solide, le thuyone, le menthone) ou non terpéniques (acétone)

V Enfin des **acides**, les uns de la serie grasse (depuis l'acide formique $CH^2O^2$ jusqu'à l'acide stéarique $C^{18}H^{36}O^2$), les autres de la série aromatique (acides benzoique, cinnamique, salicylique, anisique), sans parler des composés azotes et sulfurés que nous retrouverons ailleurs

### 2 Localisation des essences

On peut trouver ces huiles essentielles dans les différents organes d'une plante supérieure, la feuille, la fleur, l'écorce, la racine, le fruit, la graine, un certain nombre de réactions microchimiques sont communes aux essences et aux huiles grasses, c'est ainsi qu'elles réduisent l'acide osmique, fixent la teinture d'alkanna et de Soudan III et présentent,

nous l'avons vu, un certain nombre de dissolvants identiques, mais elles se distinguent facilement des huiles grasses en ce qu'elles disparaissent dans un tissu par la chaleur (100° — 110°) et qu'elles ne présentent pas ordinairement la formation de savon en présence d'une solution alcoolique de soude, sous l'action des vapeurs d'acide chlorhydrique les essences se rassemblent en gouttelettes d'un jaune d'or qui ne tardent pas à disparaître, alors que les huiles prennent une coloration jaune orangée et persistent dans les tissus, toutes ces réactions n'ont d'ailleurs pas un caractère très nettement différentiel.

Les essences peuvent se rencontrer dans des cel-

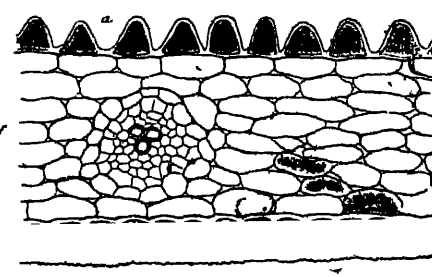


Fig 67 — Coupe transversale d'un pétale de *Rosa centifolia*, traitée par l'acide osmique au 1/200e, les cellules épidermiques contenant de l'essence ont réduit l'acide osmique

lules qui ne présentent pas un caractère spécial, et c'est en particulier le cas des cellules épidermiques de pétales (fig 67) ou d'écailles de bourgeons, mais très souvent aussi les cellules épidermiques conte-

nant des huiles essentielles sont différenciées
*poils sécréteurs* (fig 68) Ces productions sont assez variées dans le détail, mais, d'une manière essentielle, les poils sécréteurs sont constitués par une file de cellules ordinaires, se terminant par une ou plusieurs cellules glandulaires, ordinairement plus volumineuses que les précédentes, c'est à l'intérieur de ces cellules renflées que se constitue l'essence, on observe très fréquemment de telles productions chez les Labiées et les Composées L'essence peut se maintenir à l'intérieur des cellules elles-mêmes, mais souvent aussi elle se rassemble entre la partie cellulosique de la membrane externe et la cutic

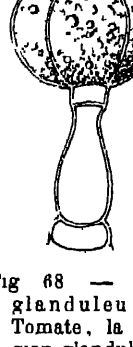


Fig 68 — glanduleu Tomate, la gion glandul terminale constituée p cellules

correspondante ; se constitue ai une sorte de po (fig 69) et, lorsc celle ci se gon beaucoup par su de la gelification la cellulose et bondance de la crétion, la cutic peut arriver à rompre

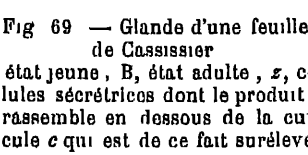


Fig 69 — Glande d'une feuille de Cassissier
A, état jeune, B, état adulte, *s*, cellules sécrétrices dont le produit se rassemble en dessous de la cuticule *c* qui est de ce fait surélevée

A côté de cette première forme particulièrem

simple du tissu secréteur il existe chez les plantes supérieures des appareils plus complexes, correspondant à une sécrétion qui s'effectue au dehors des cellules, mais à l'intérieur de cavités se formant dans les différents membres de la plante, si ces cavités sont à peu près sphériques, il s'agit de *poches sécrétrices*, si au contraire elles sont nettement allongées suivant l'axe de l'organe, elles constituent des *canaux sécréteurs* (fig 70), dans l'un et

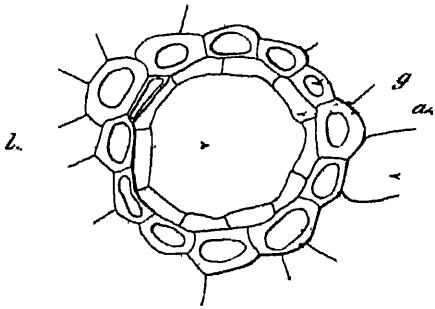



Fig 70 — Canal sécréteur d'une feuille de *Pinus maritima*, cavité *l* bordée par les cellules sécrétrices *a*, autour desquelles s'est constituée une gaine *g* de cellules à parois épaissies

l'autre cas la cavité résulte d'un méat qui s'est formé entre les cellules sécrétrices et qui va s'agrandissant au fur et a mesure que les cellules glandulaires qui le bordent se multiplient et s'accroissent C'est là du moins le mode de formation dit *schizogène* qu'on reconnaît aux poches sécrétrices ou aux canaux sécréteurs d'un certain nombre d'espèces végétales (*Myoporum*, Conifères) (fig 71), dans d'autres cas le développement que nous venons d'indiquer

n'existe qu'au début et bientôt les cellules sécrétrices de bordure se résolvent entierement en une

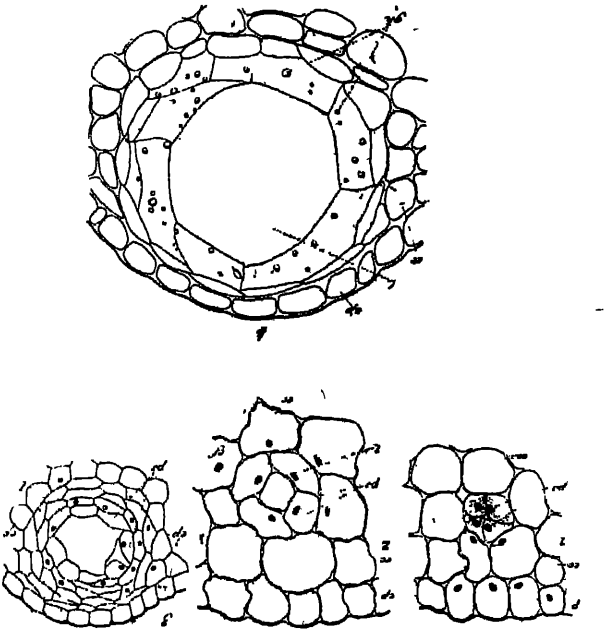


Fig 71 — Développement schizogène d'un canal secréteur

masse mucilagineuse, il s'agit alors d'un mode *lysogène* de formation des cavités sécretrices (Rutacées, Diptérocarpées) (fig 72)

3 **Formation, rôle physiologique des essences**

On a longtemps considére les huiles essentielles comme des produits de pure excretion de la plante,

sans d'ailleurs fournir en faveur de cette opinion d'argument decisif, les travaux de Charabot et de ses collaborateurs nous ont apporté par contre des documents interessants sur le rôle possible des substances en question

Voyons tout d'abord comment se comportent les

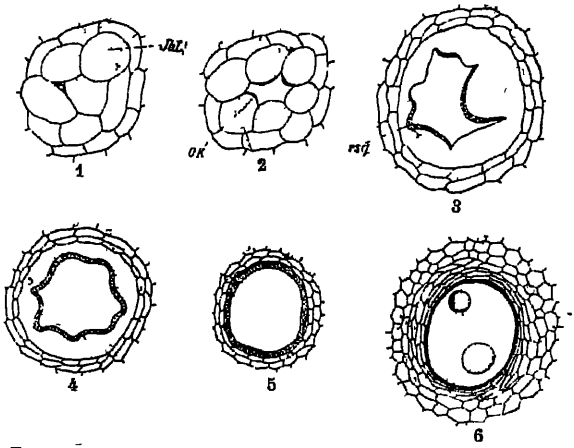



Fig 72 — Développement schizolysigène d'une poche sécrétrice du Citron.

essences au cours de la végétation, où elles se forment et comment elles se répartissent entre les différents organes. Considerons avec Charabot et Laloue une plante annuelle, le Basilic, au début de juillet on constate que les feuilles sont plus riches en essence que la tige et que les feuilles les plus jeunes en contiennent déjà, le 21 juillet, au début de la floraison, c'est au contraire la tige qui contient le plus d'essence, la racine n'en contient pas et

n'en contiendra jamais trace A la fin d'août, alors que la floraison est avancée, la proportion d'essence diminue dans les parties vertes et d'une manière moins sensible dans les inflorescences ; au total la quantité absolue d'essence a diminué à ce stade alors qu'il avait augmenté au précédent. Enfin vers le 15 septembre, époque à laquelle les graines mûrissent, la proportion d'essence a augmenté à nouveau dans les parties vertes et diminué dans les inflorescences

Tout se passe donc comme si l'essence se produisait dans la feuille, émigrait vers les organes floraux et était en partie utilisée au moment de la floraison, les substances que nous envisageons auraient un mode de formation et de migration rappelant celui des hydrates de carbone

Si maintenant nous considérons avec CHARABOT les modifications que subit une essence végétale dans sa composition au cours du développement et dans les divers organes, nous arrivons encore à des résultats intéressants, adressons nous par exemple à la Menthe poivrée dont l'essence est constituée par un alcool secondaire, le menthol, et la cétone correspondante, la menthone

L'essence fournie par les feuilles est d'abord riche en menthol, mais cet alcool s'éthérifie progressivement dans les feuilles, dans les inflorescences nous trouvons une essence où il n'existe que peu d'éthers du menthol, mais cet alcool diminue peu à peu pour être remplacé par la menthone, l'alcool subit donc une éthérification dans les feuilles, une oxydation dans les inflorescences.

Toutes les influences qui favorisent le phénomène de l'assimilation chlorophyllienne apparaissent d'ailleurs comme favorisant également l'étherification des alcools terpéniques (sécheresse de l'air, lumière intense)

Ces faits, on le voit, posent nettement la question de l'utilisation possible des essences par la plante, Charabot et Hébert ont cherché à préciser ce point important de physiologie en observant ce qui se passe dans le Basilic lorsqu'on vient à le placer à l'obscurité apres lui avoir permis de produire de l'essence à la lumière, alors que des plantes temoins, maintenues à la lumière du debut de juillet à la fin d'août, fabriquaient 220 milligrammes d'essence, celles qui étaient à l'obscurité pendant cette periode subissaient au contraire une perte de 12mg5 en huile essentielle, il y a donc consommation de cette dernière à l'obscurité et on peut d'ailleurs constater que ce sont surtout les composés terpeniques qui disparaissent

De même Charabot et Hébert ont pu montrer que les organes végétatifs de la Menthe poivrée demeurent plus riches en essence lorsqu'on coupe les inflorescences au fur et à mesure de leur formation, ce qu'on peut expliquer par le fait qu'on a précisement supprimé les organes consommant le plus d'huile essentielle pour leur fonctionnement.

Tous ces faits, s'ils ne nous démontrent pas d'une manière définitive le rôle physiologique des essences, montrent du moins que nous sommes en presence de substances ne se formant pas partout *in situ*, mais présentant une circulation au cours de

laquelle elles sont modifiées chimiquement; l'ensemble des expériences que nous venons de relater s'explique mieux par une utilisation possible des essences que par la nature de produits d'excrétion qu'on leur a tout d'abord attribuée

## B — RÉSINES

Aux essences se rattachent physiologiquement et chimiquement une série de substances groupées sous le nom de résines, il s'agit de corps solides ou semi-solides, jaunes ou d'un jaune brun, insolubles dans l'eau, solubles dans l'éther et le sulfure de carbone, les uns sont entièrement solubles dans l'alcool (colophane, sandaraque), d'autres ne le sont qu'en partie (mastic), d'autres encore y sont presque insolubles (copal) Le plus souvent les résines sont associées aux essences dont elles proviennent par oxydation, elles forment ainsi une solution dans les huiles essentielles, lorsque la quantité d'essence ainsi associée aux résines est assez considérable on est en présence d'*oléorésines*, le type en est la térébenthine des Conifères qui exsude par incision des troncs de Pins, l'oléorésine abandonnée à l'air perd peu à peu par évaporation l'essence de térebenthine qu'elle contient, la substance prend une consistance solide et constitue la colophane, on opère industriellement cette séparation en distillant la térébenthine en présence de vapeur d'eau qui entraîne l'essence

Mais il existe tous les degrés entre une telle oléorésine typique et des résines qui ne sont asso-

ciées qu'à une petite quantité d'essence, c'est ainsi que les mastics du Lentisque *(Pistacia Lentiscus)* que mâchent les Orientaux, la résine d'Aloès, la résine de Copal des *Hymenea* (Légumineuses) sont des résines presque pures

La transformation des essences en résines correspond à une oxydation plus énergique que celle que nous avons vu se produire dans la transformation des carbures terpéniques en camphre, il y a formation d'*acides résinoliques* et les résines des Conifères et des Césalpiniées apparaissent comme constituées par de tels acides

D'autre part un grand nombre de résines donnent à l'hydrolyse des substances phénoliques ayant le caractère d'alcools et présentant les réactions des tannins; Tschirch les a désignées sous le nom de *résinotannols*, les résines correspondantes sont constituées par leurs éthers, enfin une partie des résines est formée par des matières insolubles dans les alcalis, très résistantes, ayant avec les phytostérines un grand nombre de réactions communes, ce sont les *résènes*

Les substances fluides ou semi-fluides à la température ordinaire qu'on a groupées sous le nom de *baumes* sont constituées par des éthers des résinotannols correspondant à des acides de la série aromatique, l'acide benzoïque pour le benjoin, l'acide cinnamique pour le baume de tolu etc.

Les baumes peuvent d'ailleurs être associées à des résines *(gommes-résines)*, c'est le cas pour la myrrhe, l'encens, le galbanum, la gomme-ammoniaque

Les propriétés de solubilité peuvent être utilisées dans la recherche microchimique des résines, celles-ci se colorent d'autre part en rouge en présence de la teinture d'alkanna, comme le font les essences, elles prennent une coloration d'un vert émeraude en présence d'acetate de cuivre, comme les matières protéiques, elles donnent naissance à une coloration rouge rosé en presence de saccharose et d'acide sulfurique

La localisation des résines est exactement la même que celles des huiles essentielles et il y correspond la même série de cellules ou d'appareils secréteurs

Les resines nous apparaissent comme des substances d'excretion et leur production a partir des essences a été généralisée expérimentalement par les travaux de PATERNO qui a montré qu'on obtient des produits résineux en faisant agir la lumière sur divers carbures d'hydrogène, sur des cétones, des aldehydes etc

## C — LATEX

On designe sous ce nom le liquide laiteux qui s'ecoule de la section pratiquée dans les divers organes de certaines plantes et qui s'y trouve contenu à l'interieur d'appareils très particuliers, les *laticifères*; ces productions different essentiellement des canaux secreteurs en ce qu'il ne s'agit plus d'un espace intercellulaire dans lequel se déversent les produits que nous venons de considérer, mais de cellules géantes, pouvant avoir la

même longueur que le végétal même qui les forme, très ramifiées et ne présentant jamais de membrane transversale, on a calculé que dans le Mûrier un unique laticifere peut avoir un développement de plusieurs centaines de mètres, ce sont donc des eléments plurinucleés à structure continue, ils apparaissent de très bonne heure dans le developpement de l'embryon qui en contient déjà le nombre definitif, à partir d'un stade très jeune il ne s'opere plus qu'une ramification et un allongement de chaque laticifère primitif (CHAUVEAUD)

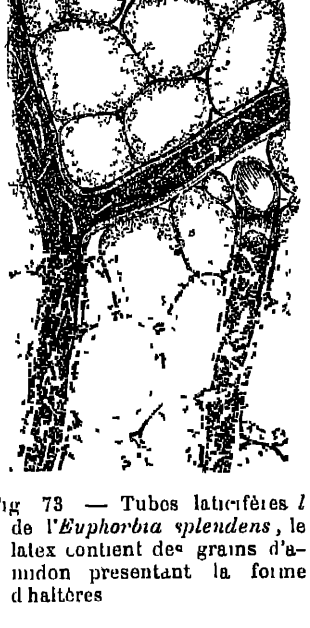


Fig 73 — Tubes laticifères *l* de l'*Euphorbia splendens*, le latex contient des grains d'amidon presentant la forme d'haltères

On trouve de telles productions dans les Euphorbiacées *(Euphorbia, Hevea)* (fig 73), les Urticées *(Ficus, Morus, Castilloa)*, les Apocynées *(Nerium Oleander)*, les Asclepiadees *(Asclepias)*

Chez d'autres plantes, appartenant aux familles des Campanulacees, Liguliflores, Convolvulacées, Sapotées, Papayées, Papaveracées, Aroïdées, Musacées, les laticifères ne présentent pas la structure

continue primitive des précédents, mais sont constitues par des files de cellules allongées dont les membranes transversales de separation se résorbent de bonne heure et qui ont, au point de vue de leur developpement, un certain rapport avec les tubes criblés; ces derniers laticifères offrent fréquemment des anastonoses transversales (fig 74)

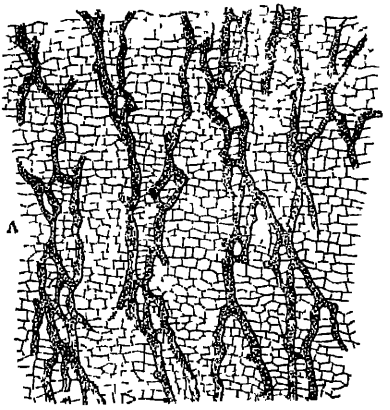


Fig 74 — Laticifères de Scorzonère associés en réseau

Le contenu des laticifères a une composition très complexe et eminemment variable, ordinairement blanchâtre, il peut être riche en résine (*Euphorbia resinifera*) ou présenter une abondante émulsion de carbures d'hydrogène dont l'ensemble constitue le *caoutchouc;* il s'agit alors de substances ayant la formule $(C^{10}H^{16})^n$ c'est à dire de polyterpènes La gutta percha de l'*Isonandra gutta* est constituee également par des carbures d'hydrogene, mais auxquels s'adjoignent des produits d'oxydation. Les

particules formant ces émulsions ont, suivant les espèces végétales, des dimensions assez variables, pouvant atteindre, dans certains cas, plusieurs μ de diamètre, ou bien, au contraire, se trouver à la limite de la visibilité au microscope ordinaire

Mais, à côté de ces substances rattachant les latex aux produits précédemment envisagés, on trouve dans ces liquides les matières les plus variées. Le calcium et le magnesium sont ordinairement abondants dans leurs cendres, on a signalé plusieurs acides organiques (formique, acétique, malique, oxalique) ainsi que divers acides gras, ordinairement sous la forme de sels calcaires, les sucres y sont souvent présents (glucose, gommes, pectines), il n'est pas rare d'y observer des grains d'amidon, c'est ainsi que le latex de l'*Euphorbia splendens* contient de nombreux grains d'amidon ayant la forme d'haltères (fig 73), la cire y a été souvent signalée, ainsi que des tannins, enfin il s'y rencontre des matières azotées, substances protéiques et acides aminés, ainsi que diverses diastases.

C'est ainsi que le caoutchouc brut, qui s'écoule d'incisions pratiquées dans plusieurs plantes tropicales et qui se coagule à l'air, est constitué par un mélange complexe de caoutchouc pur, de resine, de sucres, de protéines, de graisses et de sels, c'est après des lavages à l'eau, à l'alcool et à l'éther, dissolution dans le chloroforme et precipitation par l'alcool qu'on en retire le caoutchouc proprement dit

Nous n'avons aucune donnée expérimentale relative au rôle physiologique des laticifères, et les

diverses opinions émises à ce sujet sont basées sur la composition du liquide qu'ils contiennent, or si certaines substances (cires, resines, caoutchouc) paraissent bien constituer des substances d'excrétion, il a paru difficile à plusieurs auteurs de considérer les sucres, l'amidon, les graisses, les matières protéiques contenues dans le latex comme ne prenant plus aucune part aux échanges nutritifs, peut-être le latex est-il à la fois un liquide d'excrétion et de réserve ; de nouvelles recherches sont nécessaires pour en décider

# CHAPITRE VII

## NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES VÉGETAUX DÉPOURVUS DE CHLOROPHYLLE

Nous avons vu dans les chapitres précédents comment les plantes vertes sont capables de fabriquer leurs matières ternaires aux dépens du carbone du gaz carbonique de l'air ; ces végétaux utilisent ainsi une source minérale de carbone, et l'énergie, qui leur est necessaire pour élaborer leur substance vivante, est empruntée aux radiations solaires, a ce point de vue les plantes vertes forment un groupe d'êtres vivants profondément spécialisé Si on excepte les quelques organismes depourvus de chlorophylle et qui présentent une assimilation chimiosynthétique du gaz carbonique (p 226), toutes les plantes non vertes et l'ensemble des animaux ont une nutrition carbonée qui se trouve dependre de l'existence des vegetaux chlorophylliens, nous les avons appelés des êtres *hétéroti ophes*, les plantes de cette catégorie sont representees avant tout par les Champignons et les Bacteries

C'est un fait d'observation banale que les matières organiques provenant des végétaux ou des animaux sont plus ou moins rapidement transformées par le développement de différents organismes, les crottins des animaux présentent une flore microscopique qui est en rapport avec leur nature et qui varie d'ailleurs au cours même de la transformation du substratum qui s'opère par échelons ; de même des fruits, des feuilles, des brindilles de bois tombées à terre fournissent à différents Champignons et Bactéries les aliments carbonés qui leur sont nécessaires, il n'est pas jusqu'à des substances paraissant particulièrement rebelles à une transformation chimique, telles que des plumes, des cornes animales qui ne soient attaquées par certains microorganismes, on se trouve en présence d'un monde végétal excessivement riche en espèces et en individus et qui nous offre des relations souvent très étroites entre la nature spécifique de leurs représentants et la nature chimique du substratum sur lequel ils se développent

Toutes les plantes vivant ainsi aux dépens de matières organiques mortes sont qualifiées de *saprophytes*, on les oppose ainsi à d'autres organismes hétérotrophes incapables de se nourrir autrement qu'à partir de matériaux existant dans les cellules vivantes elles-mêmes, il s'agit alors de *parasites ;* beaucoup de Bactéries et de Champignons sont ainsi parasites soit des plantes, soit des animaux; la notion de maladies provoquées par les bactéries chez les animaux supérieurs et en particulier chez l'homme est devenue banale depuis les

travaux de Pasteur (charbon, fièvre typhoïde, choléra, diphtérie ), mais les Champignons eux aussi peuvent se comporter comme des agents pathogènes pour les animaux, qu'il nous suffise de citer les *Cordiceps*, les Laboulbéniacées, les Entomophthorées attaquant de nombreux insectes, de même des groupes entiers de Champignons (Urédinées, Ustilaginées, Péronosporées) sont constitués par des parasites des végétaux supérieurs

Enfin la nutrition carbonée s'effectuant à partir de matériaux organiques peut exister par le fait d'associations réalisant une *symbiose*, les rapports physiologiques sont alors tels que les deux êtres bénéficient de leur association, c'est ce qui se trouve réalisé dans les Lichens, constitués par un Champignon vivant en commun avec une Algue, cette dernière présente le phénomène de photosynthèse et cède une partie des matériaux qui en résultent au Champignon qui la protège de son côté contre la dessiccation

Les mycorhizes sont de la même manière constituées par un complexe de racines et de filaments mycéliens de Champignons, nous reviendrons sur ces importantes questions lorsque nous envisagerons les rapports existant entre les différents êtres vivants.

Pour le moment, notre unique préoccupation est de chercher à établir quelles sont les sources organiques de carbone des différents végétaux hétérotrophes, mais une telle étude physiologique implique qu'on puisse fournir à un être déterminé un milieu de composition chimique défini, sans

que d'autres organismes viennent se developper en même temps que celui dont on fait l'étude, il est nécessaire, en d'autres termes, de pouvoir effectuer des *cultures pures* des divers microorganismes, leur emploi permet de définir les facultés alimentaires de ceux-ci avec la même securite qu'il permet de rapporter à une unique espèce les differents aspects morphologiques qu'elle peut présenter

Les techniques employées actuellement pour effectuer des cultures pures de microorganismes ont éte établies par les recherches si fecondes de PASTEUR, et il n'est pas inutile de rappeler à cette place à la suite de quelles preoccupations elles se trouvent avoir été fondees

## A. — HISTORIQUE DE LA QUESTION DES GÉNÉRATIONS SPONTANEES

Nous venons de dire que toute matière organique abandonnée à l'air est le siège de modifications liées au développement d'êtres vivants, mais quelle est l'origine de ceux-ci ? On a cru longtemps qu'il s'agissait d'une génération spontanée, les êtres en question, suivant cette doctrine, devaient prendre naissance aux dépens de la matiere organique, sans provenir d'êtres antérieurement existants

Dans toute l'antiquité et au moyen âge, c'etait une croyance très répandue que des animaux tels que les anguilles, les souris, etaient engendrées par la décomposition de la vase des rivières ou celle de linges sales, Virgile nous parle de la génération

spontanée des essaims d'abeilles, de même l
mouches ou les différents insectes qui sortent
viandes putréfiées étaient considérés comme p
nant naissance par le fait même de la décompo
tion. Il faut arriver au XVII^e siècle pour trouver u
réaction contre cette manière de voir, c'est ai
que REDI montra que les viandes, bien qu'exposé
à l'air, ne produisent plus d'asticots et, par sui
plus de mouches adultes si on a soin d'empêch
les mouches de se poser à leur surface et d'y dép
ser leurs œufs, il suffit pour cela de leur oppos
comme barrière une mousseline suffisamment fin
c'était la démonstration que toute mouche déri
d'un œuf et qu'il n'y a pas de génération spontan
pour ces animaux, cette expérience, et d'autr
semblables, minèrent la doctrine généraleme
admise, et c'en aurait été fini d'elle si l'inventi
du microscope par LEUWENHOEK, à la fin du XVII^e si
cle, n'était venue la poser à nouveau, non pl
pour des êtres élevés en organisation comme ce
dont il s'agissait primitivement, mais pour le no
veau monde vivant qui était revelé aux natur
listes

La facilité et la rapidité avec laquelle les micr
organismes se développent dans une matière org
nique donna à nouveau à penser qu'ils provenaie
peut-être directement de cette matière, NEEDHA
(1748) vint donner à cette manière de voir un argu
ment expérimental, de l'eau était introduite av
des fragments de viande dans un flacon de ver
hermétiquement bouché, et le tout était soumis
une température assez élevée de manière à tu

tous les organismes existant au début, or on pouvait observer que dans le flacon refroidi il se produisait cependant une putréfaction, et qu'on y pouvait déceler une multitude d'êtres vivants microscopiques, il fallait donc bien admettre, d'après NEEDHAM, que ceux-ci avaient pris naissance par génération spontanee aux depens de la matière organique

Cette première expérience relative à la question de la génération spontanee des microorganismes a été le point de départ de toute une série d'autres qui devait aboutir, par des perfectionnements successifs de la technique, a montrer au contraire que les infiniment petits, aussi bien que les souris ou les mouches, dérivaient necessairement de germes anterieurs

SPALLANZANI reprit, en 1765, l'experience de NEEDHAM et il la modifia en chauffant plus longtemps la matière organique enfermee dans un flacon, dans ces conditions, il réussit a empêcher toute putréfaction ultérieure, les conditions realisées par NEEDHAM avaient donc été insuffisantes pour tuer tous les germes existant au début dans le flacon, mais NEEDHAM objecta que SPALLANZANI, en portant la matière organique à une température relativement élevée, modifiait la nature de celle-ci et la rendait impropre a la génération spontanee, nous allons retrouver une objection de même nature au cours de la lutte expérimentale qui va suivre à propos de la question capitale de l'origine des microorganismes

F SCHULTZE, en 1836, modifie l'experience de

Spallanzani, de manière a pouvoir renouveler l'air au dessus de la matiere organique et répondre ainsi à un second reproche fait au mode opératoire précedent; de la viande était encore introduite avec de l'eau dans un flacon dont le col etait bouché, mais laissait passer deux tubes communiquant avec l'air interieur, l'un de ces tubes était en relation avec un tube contenant de l'acide sulfurique, l'autre avec un tube semblable rempli de potasse, le liquide etait porté à l'ébullition, puis, apres refroidissement, on renouvelait l'air de temps en temps en aspirant par le second tube, on n'observait aucune fermentation, Schultze en conclut que les germes preexistant dans la viande avaient eté detruits, et que ceux qui auraient pu être introduits avec l'air aspire etaient tués par leur contact avec l'acide sulfurique.

Schwann (1837) montra, de son côté, qu'on arrive aux mêmes résultats en portant l'air qui est aspiré dans le flacon a une temperature assez elevée (350° environ) à l'aide d'un bain constitué par un alliage en fusion, dans lequel est introduite une region recourbée de chacun des tubes traversant le bouchon

Mais l'acide sulfurique ou la temperature de 350° ne modifiaient-ils pas encore certaines propriétés de l'air? Schröder et Dusch (1854) remplacèrent ces deux procédés de destruction des germes de l'air par du coton tassé a l'interieur de tubes servant à l'aspiration et réussirent de la sorte à empêcher la putréfaction de substances organiques préalablement chauffees.

Malgré tous ces faits et à cause de l'imperfection des méthodes employées qui ne réussissaient pas à coup sûr, la question n'était pas encore complètement résolue et il restait à montrer que des germes existaient bien dans l'air, et que c'était bien à eux que revenaient les phénomènes de putrefaction C'est à la suite de la lutte scientifique qui s'établit entre Pouchet et Pasteur dans la dernière moitié du XIXe siècle que la question fut définitivement tranchée.

Pouchet chercha à démontrer expérimentalement l'existence de la génération spontanée par une série d'expériences dont le type est la suivante, de l'eau pure était introduite dans un flacon, elle était portée à l'ébullition et le flacon était renversé sur le mercure, on y faisait arriver un certain volume d'air préparé artificiellement à partir d'oxygène et d'azote, dans un autre flacon était placée une boulette de foin mouillé qui était ensuite portée à 100° pendant 20 minutes ; la boulette était ensuite introduite avec son flacon dans le mercure, le flacon était débouché et la bourre de foin pouvait ainsi, sans entrer en contact avec l'air, être introduite dans l'eau du premier flacon, or, au bout de quelques jours, il était aisé d'observer de nombreux microorganismes dans le liquide Cependant il n'avait pu, semblait-il à Pouchet, s'introduire aucun germe provenant de l'air, et ceux qui existaient auparavant dans le foin avaient été détruits par la chaleur.

Ce fut une des gloires de Pasteur de montrer que cette expérience, comme toutes celles qui plaidaient

en faveur de la doctrine de la génération spontanée, présentait des causes d'erreurs, admettant, ce qui n'est même pas exact, que les précautions touchant la possibilité de pénétration des germes par l'eau, le foin et l'air étaient suffisantes, PASTEUR établit que la mercure, ainsi que la main de l'opérateur, constituaient des voies par lesquelles des germes pouvaient s'introduire Puis il institua toute une série d'expériences par lesquelles il arriva à établir sans conteste qu'il existe des germes dans l'air, qu'une matière organique reste stérile si ces germes n'arrivent pas à son contact, et qu'elle fermente au contraire si elle vient à être ensemencée par un de ces germes

Pour démontrer l'existence de microorganismes dans l'air, PASTEUR détermina une aspiration d'air pendant quelques heures dans un tube fermé par une bourre de coton-poudre, la coloration noire que prenait celle-ci témoignait déjà qu'elle avait arrêté des poussières, si on venait à dissoudre le coton-poudre dans de l'éther on pouvait, par un examen microscopique, s'assurer qu'une partie du dépôt etait constitué par des êtres organisés, Bactéries, spores de Champignons, grains de pollen, etc

D'autre part PASTEUR réalisa à nouveau l'expérience de SCHULIZE dans la forme que lui avait donnée SCHWANN, mais d'une manière suffisamment rigoureuse pour qu'elle ne présente pas d'insuccès Un ballon à long col contenait de l'eau dans laquelle on avait fait infuser une matière organique et on lui ajustait un tube de platine qu'on pouvait porter au rouge, le liquide était porté à l'ebullition, les

germes qu'il contenait étaient ainsi detruits et la vapeur d'eau qui se degageait chassait l'air et les poussieres qu'il pouvait contenir Pendant le refroidissement de l'air rentrait, mais après avoir subi l'action d'une haute température dans le tube de platine, le col du ballon etait alors scellé à la lampe et le liquide qu'il contenait se maintenait indéfiniment limpide, ce qui est un signe de l'absence de développement d'organismes microscopiques

En reprenant ce ballon au bout d'un temps suffisamment long Pasteur montra que l'introduction à son intérieur de coton ayant arrête les poussières de l'air déterminait rapidement un trouble dans le liquide et qu'on pouvait observer dans celui-ci de nombreux êtres vivants

Il est d'ailleurs possible de se mettre à l'abri des poussieres de l'air autrement qu'en opérant une calcination de l'air, opération qui constituait encore une objection de la part des partisans de la génération spontanée, il suffit de faire bouillir une infusion dans un ballon dont le col allongé a ete coude un certain nombre de fois, après l'ébullition l'air normal rentre dans le ballon, mais il ne s'opère pas de contamination du liquide parce que les poussières sont arrêtees par les parois de la region sinueuse, vient-on au contraire, lorsque le liquide est reste stérile suffisamment longtemps, à amener celui-ci en contact avec la paroi recourbée, on ne tarde pas à constater un développement de microorganismes

Enfin Pasteur montra que des liquides organiques, tels que du sang, de l'urine, du lait, peuvent

rester indéfiniment steriles si on les recueille dans des vases sterilises au prealable par la chaleur et en se mettant, par des précautions appropriees, à l'abri de toute contamination de la part de l'air, on n'y observe aucun être vivant et on n'a fait intervenir ici aucune opération qui puisse modifier ni le liquide en question, ni l'air qui se trouve à son contact

La doctrine d'une génération spontanée, se produisant dans les conditions actuelles, se trouvait donc infirmée; mais, a côté de cette importante conclusion théorique des travaux de PASTEUR, il découlait de ceux-ci, et c'est le point qui nous interesse particulièrement ici, un ensemble de méthodes permettant l'étude morphologique et physiologique des êtres hétérotrophes microscopiques

## B — METHODES GÉNÉRALES DE CULTURE DES MICROORGANISMES

Supposons tout d'abord, le cas est bien rarement réalisé dans les conditions naturelles, que nous soyons en présence d'un milieu dans lequel ne soit développée qu'une unique espèce de Bactérie ou de Champignon, il s'agit d'en faire des cultures dans des conditions telles que l'espèce en question reste isolée, c'est à dire d'éviter toute contamination de la part des nombreuses espèces dont les germes peuvent exister sur la paroi des vases, dans les substances qui serviront a constituer le milieu nutritif, dans l'air enfin

### 1 Stérilisation des vases et des milieux de culture

L'expérience a montré que tous les germes sont détruits à 170° au bout de 30 à 45 minutes à la sur-

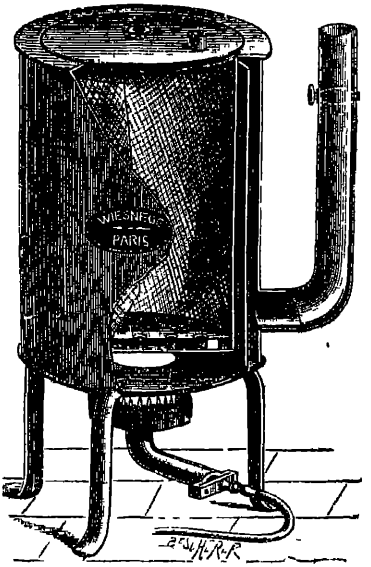



Fig. 75. — Four à flamber la verrerie destinée a la culture des microorganismes

face d'objets placés dans de l'air sec, on introduit donc la verrerie qui doit être utilisée dans un four (fig 75) qu'on peut porter à la température en question, après avoir obturé les orifices des tubes, ballons, etc. à l'aide d'un tampon d'ouate qui se trouve ainsi stérilisé en même temps que les vases

Les milieux de culture, qui peuvent être très variés, sont stérilisés après leur introduction dans les vases précédents, à la température de 120°, mainte-

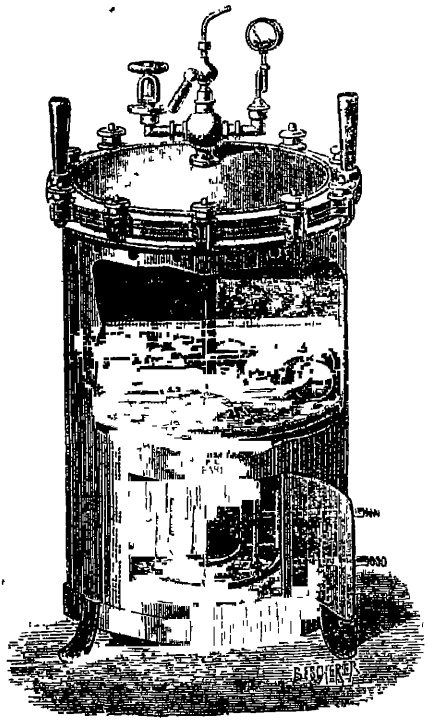


Fig. 76 — Autoclave servant à la stérilisation des appareils et des liquides destinés aux cultures de microorganismes

nue pendant 20 minutes, à l'intérieur d'une autoclave (fig 76), les organismes résistent en effet beaucoup moins à la chaleur dans un milieu liquide

ou dans une atmosphère humide que dans une atmosphère sèche

Une température de 120° est nécessaire pour détruire les microorganismes lorsqu'ils se présentent sous leur forme la plus résistante, celle de spores, mais quand ils n'existent qu'à l'état de cellules végétatives ordinaires, il est rare qu'ils résistent à une température variant de 65° à 100°, ce fait permet la stérilisation de liquides organiques qui seraient altérés par une température de 120°, on soumet ces liquides à une première chauffe qui tue les bactéries et les Champignons à l'état de cellules jeunes, il ne reste plus de vivant que les spores, on permet alors à celles-ci de se développer abondamment dans le liquide qui est maintenu à 30°-35°, température qui favorise le développement des spores, une nouvelle chauffe à une température de 65°-100° détruira les cellules végétatives provenant des spores et n'ayant pas eu le temps d'en former de nouvelles, on répète cette expérience une troisième fois et si cela est nécessaire une quatrième. Le procédé a reçu le nom de *tyndallisation* et on l'a en particulier employé pour assurer la stérilisation du sérum sanguin

Les milieux nutritifs employés pour la culture des microorganismes sont très variés tant au point de vue physique qu'au point de vue chimique. Ils peuvent être liquides et consister en infusions de matières végétales ou animales (jus de carottes, de pruneaux, moût de bière, bouillon de viande, sérum sanguin, lait ), pour réaliser des milieux solides on s'adresse à des morceaux d'organes de

végétaux (tranches de carottes, de pommes de terre, bois ) ou animaux (viande, foie ) ou bien encore à des liquides analogues à ceux que nous venons de considérer et auxquels on donne une consistance solide par l'addition de gélatine à 10 °/₀, de gélatine à 1,5 °/₀, de silice colloïdale

Lorsqu'il s'agit de conserver une espèce ou d'en effectuer l'étude morphologique, on détermine par des essais préalables quel est le substratum naturel le plus favorable, lorsqu'il s'agit de recherches relatives à la nutrition on réalise des milieux chimiquement définis, de manière à déterminer quelles sont les substances qui se montrent alimentaires, le milieu réalisé synthétiquement par Raulin pour le *Sterigmatocystis nigra* en est un exemple classique

Certaines substances ne peuvent pas être stérilisées par la chaleur qui les détruit ou les altère, on a recours alors à une autre méthode, basée sur la propriété qu'ont la plupart des microorganismes d'être retenus par des substances poreuses à structure suffisamment fine, le type de ce filtre est la bougie Chamberland, constituée par un cylindre creux de porcelaine dégourdie à 1 200° et présentant une ouverture rétrécie en forme de tétine. Lorsqu'on veut stériliser un liquide à l'aide de ce procédé on place la bougie B préalablement stérilisée dans une enveloppe métallique M (fig 77), celle-ci est a son tour adaptée à un réservoir A dans lequel on introduit le liquide et où on peut exercer une pression croissante à l'aide d'une pompe à air P, le liquide est ainsi amené a traverser la paroi de porcelaine et il s'écoule à la partie

inferieure, debarrassé des germes qu'il pouvait con-

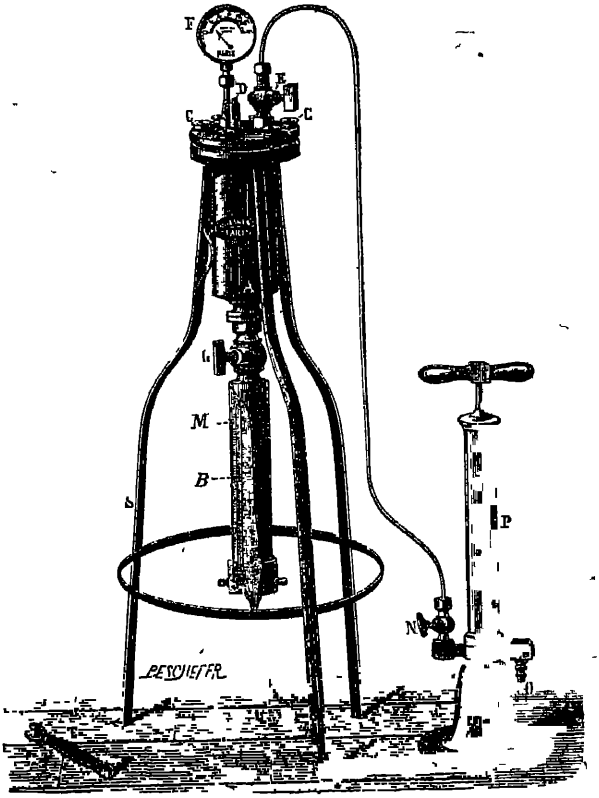



Fig 77 — Bougie Chamberland *B* adaptée sur un réservoir métallique M où de l'air est comprimé par la pompe P, au dessus du liquide a filtrer

tenir, on imagine aisément quelles sortes de pré-

cautions, faciles à prendre, permettent de le recueillir dans un vase, lui-même stérilisé, d'une manière aseptique

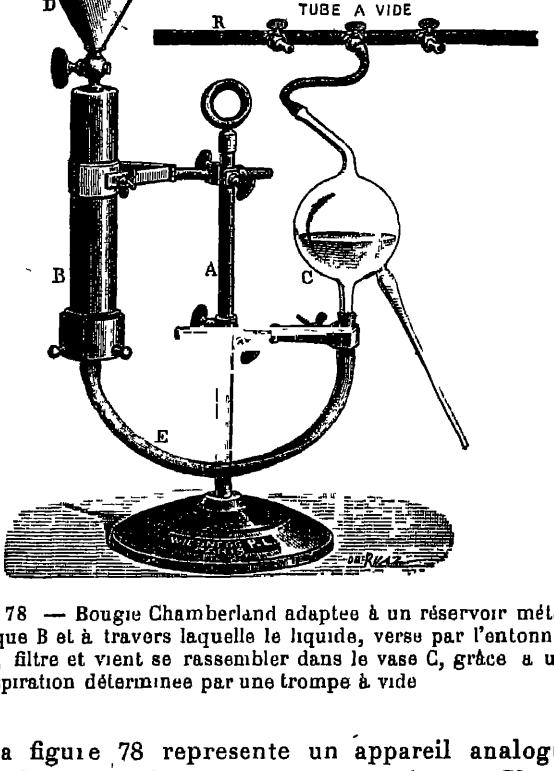



Fig 78 — Bougie Chamberland adaptée à un réservoir métallique B et à travers laquelle le liquide, versé par l'entonnoir D, filtre et vient se rassembler dans le vase C, grâce à une aspiration déterminée par une trompe à vide

La figure 78 représente un appareil analogue dans lequel la filtration à travers une bougie Chamberland est déterminée par une trompe à vide

On a pu également stériliser des liquides organiques, du lait par exemple, en les soumettant à l'action des radiations ultra violettes.

### 2 Ensemencement des milieux de cultures

Il suffit, pour effectuer de nouvelles cultures, de procéder à un prélèvement d'une petite quantité du milieu contenant l'organisme qu'on veut propager et d'en ensemencer les nouveaux milieux nutritifs, mais ce prélèvement et cet ensemencement doivent s'effectuer d'une manière aseptique, c'est à dire qu'il faut prendre une série de précautions tendant à empêcher l'introduction de tout germe étranger en même temps que celui que l'on veut cultiver. On se place pour cela dans un air tranquille, on flambe un fil de platine emmanché de manière à le stériliser, on le porte dans le milieu primitif et on le fait arriver au contact du milieu, après avoir écarté le tampon d'ouate qui fermait le vase, on a soin d'incliner le col de ce vase, de manière à empêcher la chute, à son intérieur, de poussières de l'air, on remet en place le tampon d'ouate, après l'avoir passé à la flamme pour détruire les poussières qui auraient pu s'y fixer, la fermeture à l'ouate permet aux échanges gazeux de s'effectuer avec l'atmosphère extérieure en même temps qu'elle empêche toute contamination de la part de celui-ci, lorsque les opérations, que nous n'indiquons ici qu'à grands traits, sont bien menées, il est très rare que les cultures soient contaminées

### 3 Séparation des espèces

Nous venons de supposer que l'organisme que nous avions à ensemencer était seul dans le milieu initial, ce cas peut être réalisé dans certains cas, par exemple pour des bactéries pathogènes, telles que la bactéridie charbonneuse dans le sang d'un animal attaqué, mais le plus souvent on se trouve en présence de liquides dans lesquels existent côte à côte plusieurs espèces végétales, et le premier soin doit être de les isoler les unes des autres et d'arriver à réaliser pour chacune d'elles des cultures pures

On a tout d'abord songé à séparer les différentes espèces végétant dans un milieu organique déterminé en ensemençant avec une très petite quantité de celui-ci un milieu nutritif liquide ; après agitation on peut diluer un petit volume de ce premier milieu à l'aide d'un second liquide semblable et répéter l'opération successivement un certain nombre de fois, les liquides ensemencés le plus faiblement arrivent a ne donner naissance à un développement que dans une faible proportion et ceux qui en présentent un ont chance d'avoir été ensemencés par un seul germe, mais cette méthode est très pénible parce qu'elle nécessite un grand nombre de dilutions successives et on comprend de plus aisément qu'elle aboutisse à isoler les espèces les plus nombreuses en individus, sans parvenir à permettre la séparation de celles qui sont moins abondamment représentées.

Aussi lui a-t-on rapidement substitué une

technique basée sur le même principe, mais ayant l'avantage de permettre le développement isolé de toutes les espèces microbiennes, il suffit de solidifier les milieux ensemences à des degres varies de dilution et de forcer ainsi chaque microorganisme à se développer sur place en une colonie isolée En fait, on prépare des milieux nutritifs gélatinés contenus dans des tubes à essais stérilises, un premier milieu est ensemence par exemple avec une goutte de liquide primitif, apres qu'on a liquefié la gelatine en portant le tube à une température de 30° environ, ce premier milieu gélatine bien agité sert à l'ensemencement d'un second semblable, celui-ci à l'ensemencement d'un troisième et ainsi de suite, on a ainsi des milieux où les germes vont en diminuant de nombre de manière progressive et dont on peut graduer le degré, ces liquides sont alors introduits dans une boîte en verre plate, stérilisée, dite boîte de Petri (fig 79), elle est constituée par une sorte de cristallisoir très bas et muni d'un couvercle également en verre, on soulève le couvercle en le maintenant au dessus de la boîte et on verse le liquide de chacun des tubes ensemencés, il s'y établit en une couche mince qui se solidifie par refroidissement

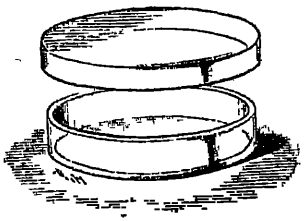


Fig 79 — Boîte Petri servant à l'isolement des microorganismes

Au bout d'un certain temps on voit apparaître

des colonies, ordinairement tres nombreuses dans le premier milieu, et elles y sont souvent trop voisines les unes des autres pour ne pas confluer rapidement, si bien qu'elles ne peuvent pas servir de point de départ à des cultures pures, mais il existe un ou plusieurs milieux dans lesquels l'espacement des différentes colonies est assez grand pour se prêter à des reports directs sur des substances appropriées, il est clair d'autre part qu'on peut se rendre compte par ce procéde du nombre d'organismes existant dans le milieu primitif, il suffit pour cela d'évaluer le nombre des colonies qui se sont constituées dans une boîte de PETRI et de tenir compte de la dilution qui correspond au milieu gélatiné considéré

### 4 Milieux électifs

Mais il faut cependant observer que nous n'arrivons par cette méthode à obtenir la séparation que des especes qui se développent sur le milieu nutritif choisi, en variant la nature de celui-ci on permet le developpement d'organismes qui peuvent être différents. C'est ainsi que d'une manière générale les Bactéries sont favorablement influencées dans leur croissance par les milieux neutres ou alcalins, alors que les Champignons necessitent pour leur developpement une reaction acide ; si donc nous recherchons les Champignons existant dans une substance determinee, il y aura interêt a acidifier le milieu

Un autre exemple particulièrement net de cette

influence de la composition des milieux sur la nature des organismes qu'ils permettent de séparer est relatif aux bactéries nitriques, dont nous avons vu la faculte de decomposer chimiosynthétiquement le gaz carbonique, il s'agit d'êtres dont le developpement est arrêté par des substances organiques et que WINOGRADSKY n'est parvenu a isoler qu'en les faisant se développer sur un liquide exclusivement mineral, rendu solide par l'addition de silice colloidale

Enfin toute une serie de Bactéries dites *anaérobies* est caracterisée physiologiquement par le fait qu'elles ne peuvent se developper qu'à l'abri de l'oxygene de l'air, si donc, dans les manipulations precedentes, on opere sans precautions speciales on n'isolera jamais de telles espèces, il est de toute nécessité pour y arriver d'opérer dans le vide ou en presence de gaz inertes, azote, acide carbonique, hydrogène, des appareils semblables aux boites Pétri ont ete imaginées pour effectuer la séparation des anaérobies, ils n'en diffèrent que par une fermeture hermétique permettant de faire le vide ou d'introduire une atmosphère depourvue d'oxygène Une fois isolées les bacteries anaérobies

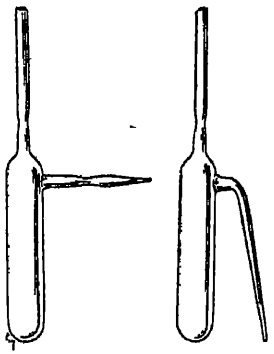


Fig 80. — Tubes servant à la culture des microorganismes anaerobies

se cultivent dans des tubes tels que ceux de Roux (fig 80) où, après avoir effectué le semis, on remplace l'air par de l'hydrogène ; on peut aussi priver les cultures d'oxygène en plaçant des tubes ordinaires dans une enceinte contenant des substances chimiques, telles que le pyrogallate de potassium, capables d'absorber l'oxygène de l'atmosphère, on a aussi proposé d'ensemencer, à la surface des milieux solides servant à la culture des anaerobies qui sont introduites en profondeur, une espèce aerobie, le *Bacillus subtilis* par exemple

## C — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES BACTERIES ET DES CHAMPIGNONS

A l'aide des méthodes dont nous venons d'indiquer les principes essentiels, on conçoit qu'il soit possible de déterminer pour chaque espèce bactérienne ou fongique, la liste des substances ternaires qui peuvent constituer pour elle une source de carbone, en fait, de telles listes ont été bien rarement établies, ce que nous pouvons dire, c'est qu'il n'est guère de substance organique qui ne soit capable de céder du carbone à quelque espèce de microorganisme et que chaque Bactérie ou chaque Champignon a souvent la faculté d'utiliser, pour sa nutrition, plusieurs matières ternaires

Le *Sterigmatocystis nigra* effectue sa nutrition carbonée à partir du glucose, du lévulose, du saccharose, du maltose, du lactose, de la glycérine, de l'érythrite, de la sorbite, de l'alcool éthylique,

de divers glucosides, etc , l'*Eurotiopsis Gayoni*, étudie par Laborde, peut se développer aux dépens de l'amidon, de la dextrine, du maltose, du sucre interverti, du glucose, du lévulose, du lactose, du galactose, du tréhalose, de la coniférine et de la salicine, de l'alcool éthylique, de la glycérine, de la mannite, de l'érythrite, du glycol, des acides lactique, succinique et malique, de la gomme arabique, des corps gras.

La nature des substances que peut utiliser un être hétérotrophe en culture artificielle est du reste en rapport avec la composition du substratum qui lui est naturel, c'est ainsi que les Champignons lignicoles apparaissent comme capables de se nourrir spécialement aux dépens de divers constituants du bois, cellulose, composés pectiques, xylane, lignine, gommes, mucilages ou de sucres qui en dérivent.

Dans la plupart des milieux que l'on réalise pour définir les besoins nutritifs d'une espèce bactérienne ou fongique, on est amené très généralement à introduire, en outre des matières minérales nécessaires, une substance ternaire telle qu'un sucre, qui se comporte comme une source de carbone, et une matière azotée, minérale ou organique, source de l'azote indispensable au développement du végétal, il peut arriver qu'une seule substance organique, contenant de l'azote, soit suffisante pour assurer la nutrition de la plante, cette substance fournissant à la fois le carbone et l'azote nécessaires, des Levures peuvent ainsi se développer en présence d'acides aminés, l'*Isaria*

*densa* en fait de même sur l'ovalbumine pure ou la peptone

*Coefficients économiques* — Lorsqu'un microorganisme utilise comme source de carbone différentes matières organiques, le rapport existant entre le poids de substance sèche formée et le poids de matière transformée n'est pas constant, alors même qu'il s'agit d'aliments ayant même formule centesimale; les nombres donnés par LABORDE le mettent bien en évidence, ils se rapportent aux rendements ou coefficients économiques relatifs aux différentes substances suivantes

| | | | |
|---|---|---|---|
| Alcool | 0,44 | Mannite | 0,29 |
| Lactose | 0,32 | Galactose | 0,28 |
| Glycérine | 0,31 | Acide lactique | 0,26 |
| Lévulose | 0,30 | Acide succinique | 0,25 |
| Maltose | 0,30 | Dextrine | 0,20 |
| Glucose | 0,29 | | |

De même, le *Sterigmatocystis nigra* présente les coefficients économiques suivants (CZAPEK)

| | | | |
|---|---|---|---|
| Sorbite | 0,54 | Érythrite | 0,33 |
| Lévulose | 0,52 | Glycérine | 0,29 |
| Glucose | 0,47 | Dulcite | 0,03 |
| Mannite | 0,41 | | |

Cette variation tient évidemment à ce qu'une substance organique n'est pas seulement utilisée pour être incorporée à la matière vivante et augmenter la masse de celle-ci; elle subit une série de modifications telles qu'une portion des matières transformées restent inutilisées dans le milieu de culture, c'est le rapport qui existe entre la partie transformée en matière vivante et celle qui reste en

dehors de l'organisme qui se trouve precisément exprimée par le coefficient économique Mais, nous l'avons dit, nous touchons ici a la manière dont se transforment les matières organiques sous l'action des microorganismes et qui sera étudiee dans un autre volume de cette collection, en même temps qu'on envisagera la façon dont une plante autotrophe utilise les réserves qu'elle a constituées

*Nutrition des Bactéries et Champignons parasites.* — Quant aux besoins alimentaires des microorganismes parasites, nous les connaissons mal, surtout lorsqu'il s'agit de parasites au sens strict du mot, c'est à dire de *parasites nécessaires,* incapables de se développer d'une maniere saprophytique, la méthode des cultures pures permet du moins de les distinguer des *parasites facultatifs* qui peuvent se developper en dehors d'êtres vivants et dont on peut par suite obtenir la végetation sur des milieux analogues à ceux dont nous avons parlé précédemment

C'est ainsi que beaucoup d'organismes pathogènes des animaux supérieurs peuvent être cultivés sur des substances organiques mortes, on a egalement obtenu la croissance des Urédinées et des Ustilaginées en dehors des plantes que ces Champignons parasitent, mais les formes qu'on obtient alors sont très differentes de celles qui s'observent sur les hôtes et ne font que correspondre à celles qui sont realisées naturellement dans la partie du cycle présenté par les parasites en question et au cours de laquelle les Champignons se comportent précisément comme des saprophytes

Les cas de parasitisme nécessaire se réduisent d'ailleurs au fur et à mesure que sont tentes des essais de culture aseptique sur des milieux non vivants, parmi les Péronosporées, le *Phytophthora infestans*, produisant une maladie de la Pomme de terre, a pu être obtenu en culture pure par MATRUCHOT et MOLLIARD à partir de la conidie, la famille en question n'est donc pas uniquement composee, comme on le considérait tout d'abord, de Champignons nécessairement parasites, j'ai réussi de même à réaliser le développement complet d'un *Entomophthora* sur des substances telles que la Carotte ou le foie cuit et ainsi se pose la question de savoir si la notion de parasitisme necessaire n'est pas appelée à disparaître complètement, il s'agira pour chaque espèce de trouver le milieu de culture favorable, les conditions de nutrition étant simplement plus strictes que pour les saprophytes

## D — NUTRITION CARBONEE ORGANIQUE DES PLANTES VASCULAIRES NON CHLOROPHYLLIENNES

Le plus souvent les plantes vasculaires sont des plantes vertes, mais il est à cette regle quelques exceptions, on connaît plusieurs cas de Phanérogames absolument dépourvues de chlorophylle, incapables par suite de puiser leur carbone dans l'air, elles sont de toute necessité parasites ou saprophytes, nous reviendrons sur cette question

et montrerons qu'il est infiniment probable que c'est parce qu'elles sont devenues parasites ou saprophytes qu'elles ont dû perdre complètement leur pigment assimilateur Parmi les parasites de cette catégorie viennent se ranger des plantes

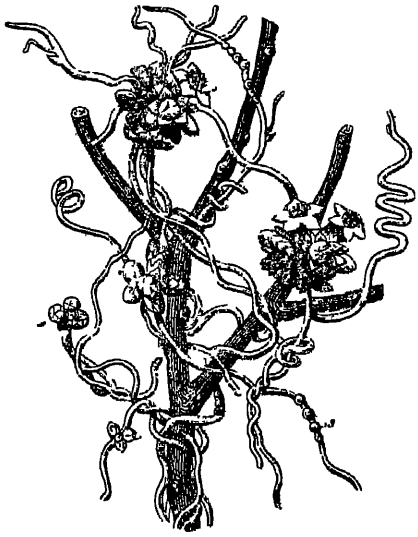


Fig 81 — Cuscute parasite sur la Luzerne

appartenant à des familles très diverses, les Cuscutes (fig 81) sont des Convolvulacées, les Orobanches (fig 82), les *Lathræa* et les *Phelipea* sont des Scrofulariées, le *Monotropa Hypopitys* une Primulacée, un assez grand nombre d'espèces de Phanérogames tropicales, particulièrement modifiées par le parasitisme, forment les familles des

Balanophoiees, des Hydnoiees (fig 83) et des Rafflesiacees

C'est pai les rapports morphologiques existant entre ces plantes et leurs hôtes qu'est établie leui natuie parasitaire, les echanges nutritifs qui s'effec-

Fig 82 — Orobanche parasite sur un pied de Serpolet

tuent entre les deux composants de telles associations ne sont pas connus dans leur chimisme Ces parasites puisent leurs aliments minéraux et organiques pai des organes spécialisés qui se comportent comme des suçoirs Dans les Cuscutes dont la tige volubile s enroule autour des organes des plantes attaquecs (fig 81) ce sont des émeigences

de cellules corticales qui s'enfoncent dans les tissu de la plante hospitalière, dans les Orobanche (fig 82) c'est l'axe même du parasite qui s'implant dans les végetaux attaques, dans les Balanophorées Hydnorees (fig 83) et Rafflesiacees on n'obser v

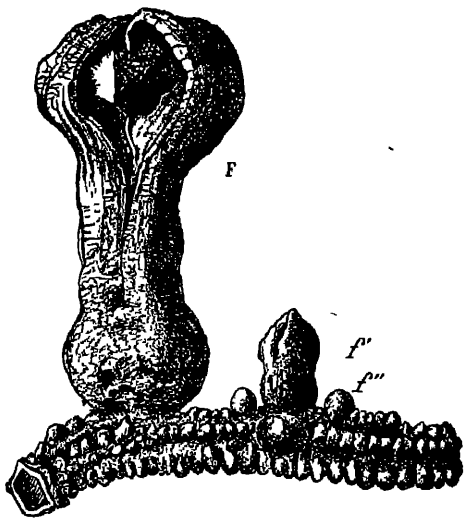



Fig 83 — *Hydnora africana*, parasite sur une racine, on n'aperçoit en dehors de l'hôte, que des bourgeons floraux *f* et une fleur ouverte F.

plus au dehors de l'hôte que les organes floraux du parasite et tout l'appareil végetatif, constitué par des cordons rappelant un peu des rhizomorphes de Champignons, est inclus dans l'hôte, mais nous ne voulons faire ici qu'une rapide allusion à ces faits morphologiques qu'il nous sera loisible d'étu-

dier avec plus de détail quand nous envisagerons dans son ensemble la question des transformations liées au parasitisme

Tous ces parasites se reproduisent par graines et celles ci germent tout d'abord d'une manière indépendante, ce n'est que lorsque la jeune plantule a atteint un certain développement qu'elle contracte l'association propre à l'espèce considérée, or, de même que nous allons voir qu'il est possible de prolonger le stade saprophytique d'une plante vasculaire verte ordinaire, de même, en mettant à la disposition de plantules de Cuscute des matieres organiques appropriées, il m'a été possible de prolonger ce mode d'existence pour le *Cuscuta monogyna* et d'obtenir des plantes développant des organes floraux, alors que ceux-ci n'apparaissent normalement que chez des individus qui ont contracté une association avec une des espèces végétales dont ils peuvent être parasites

Dans d'autres plantes vasculaires l'absence de chlorophylle est liée, non plus à une vie parasitaire, mais au saprophytisme, c'est le cas du *Neottia Nidus Avis* (Orchidée) dont les racines coralloides ont leur tissu cortical envahi par des filaments mycéliens constituant des mycorhizes, il s'agit ici tres vraisemblablement d'une association symbiotique assurant la nutrition carbonée et azotee de la plante envahie

# CHAPITRE VIII

## NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES PLANTES VERTES

---

### HISTORIQUE

L'expérience a permis de demontrer qu'une plante verte typique est capable de se développer d'une manière normale en n'ayant à sa disposition, comme unique source de carbone, que le gaz carbonique de l'air, mais il nous reste à nous demander si de telles plantes vertes ne sont pas capables d'absorber et d'utiliser certaines des matières organiques qui peuvent se trouver dans le sol Une ancienne expérience de DE SAUSSURE (1804) a montré que des pieds de Persicaire (*Polygonum Persicaria*), placés dans de l'eau contenant environ 0,8 % de sucre, absorbaient ce liquide et que le $\frac{1}{3}$ du sucre se trouvait avoir disparu quand la moitié du liquide avait été absorbé, généralisant, DE SAUSSURE admit que les *matieres humiques* du sol se comportent de

même et servent directement à l'alimentation des plantes vertes

Nous avons déjà dit qu'à cette théorie de la nutrition organique, au moins partielle, des végétaux supérieurs, LIEBIG (1844) substitua la théorie de la nutrition exclusivement minérale, c'est elle que nous avons exposée jusqu'ici LIEBIG fit remarquer que l'humus devenait insoluble et par suite inutilisable quand il subissait une dessiccation ou une congelation et lui refusa tout rôle dans la nutrition des plantes vertes En 1868, BOUSSINGAULT admit avec LIEBIG que tout le carbone fixé par les végétaux supérieurs provient du gaz carbonique, mais, pour expliquer le rôle incontestable des engrais organiques, il pensa que ceux-ci donnaient naissance à du gaz carbonique qui devient abondant dans le sol, l'atmosphère du sol contient en effet jusqu'à 10 % de ce gaz

Mais CORENWINDER (1868), puis CAILLETET (1876) purent établir que le gaz carbonique du sol n'est pas absorbé par les racines ou ne l'est que dans une très faible mesure, CAILLETET prenait une plante végétant dans du terreau et plaçait sa partie aérienne sous une cloche, dans laquelle circulait de l'air débarrassé de gaz carbonique, le léger excès de pression que possédait cette atmosphère empêchait l'air extérieur d'entrer sous la cloche par un tampon d'ouate qui obturait la tige au niveau du disque du verre servant de support à la cloche, dans ces conditions la plante jaunit rapidement et dépérit ; la présence d'une atmosphère riche en gaz carbonique, au niveau des racines, n'a

donc pas assure la nutrition du végétal et il est nécessaire d'expliquer le rôle de l'humus d'une autre manière.

Grandeau (1872) pensa qu'il s'agissait pour les matières noires du sol d'une action indirecte, consistant dans la formation de combinaisons solubles avec les matieres minérales, l'humus serait alors le véhicule de celles-ci.

Mais d'autre part il existe des plantes vasculaires dépourvues de chlorophylle (*Monotropa, Neottia*) qui vivent dans l'humus et pour lesquelles il faut bien admettre une nutrition carbonée à partir de cet humus, que cette nutrition s'effectue avec ou sans l'intervention de Champignons symbiotiques; il est difficile de penser à priori, en raison du principe de continuite, que ce mode de nutrition fasse complètement défaut chez les autres plantes vasculaires, dont l'appareil radiculaire ne paraît pas differer profondément

D'ailleurs, dans une plante superieure chlorophyllienne il existe, à côté des cellules pourvues du pigment assimilateur, des tissus ou des organes entiers dans lesquels la chlorophylle fait completement defaut, à côté d'un tissu autotrophe se trouvent donc des tissus hétérotrophes vivant aux dépens du précédent, les cellules incolores ne seraient-elles pas capables d'utiliser les substances qui lui sont fournies normalement par la synthèse chlorophyllienne si elles lui parvenaient par une autre voie? Il est bien difficile de concevoir qu'il puisse en être autrement Toutes ces raisons theoriques ont conduit à entreprendre une serie de

recherches relatives à la faculte que peuvent presenter les vegétaux verts d'absorber et d'utiliser les substances organiques ternaires Nous envisagerons successivement à ce point de vue les plantes Phanérogames, les Cryptogames vasculaires, les Mousses et les Algues vertes, après avoir etudié la manière dont elles se comportent vis à vis de substances bien définies et relativement simples, nous reviendrons sur la question des substances humiques

## A — NUTRITION CARBONEE ORGANIQUE DES PHANÉROGAMES

On obtint en premier lieu la formation d'amidon (Boehm, 1877) dans les feuilles de Haricot ayant épuisé leurs réserves à l'obscurité, en les plaçant dans des solutions assez concentrées de glucose ou de saccharose, nous avons déjà fait allusion à ce fait, mais on remarqua qu'avec le *Sedum spectabile* il se produisait une formation analogue de réserves amylacees lorsqu'on mettait les plantes en présence d'une solution assez concentrée de sel marin, il est clair que ce dernier corps n'intervient alors que par son pouvoir osmotique, il détermine une concentration des sucres solubles dans les cellules et celle-ci provoque à son tour la formation d'amidon, il se pourrait que dans les premières expériences le glucose ou le saccharose jouât exclusivement le même rôle et n'intervint pas en tant que source de carbone.

De nouvelles recherches (E Laurent, 1888) ont

eté effectuées en s'adressant à des organes coupés, des tiges de Pomme de terre placées dans une atmosphere depourvue de gaz carbonique, et sur des solutions de diverses substances sucrées (glucose, levulose, galactose, saccharose, maltose, lactose, glycérine), on observa encore la formation d'amidon, et on put s'assurer que des solutions plasmolysantes de chlorure de sodium ne déterminaient pas ce phénomène, la mannite donne des resultats analogues lorsqu'on opère avec des plantes appartenant à la famille des Oléacées, ainsi que la dulcite avec le Fusain, on n'a pas obtenu par contre la formation d'amidon à partir de l'inosite, du raffinose (Meyer), ni de l'érythrite (E Laurent)

Acton (1889) effectua une série d'experiences analogues, et avec les mêmes résultats, en opérant, non plus sur des tiges sectionnées, mais sur des plantes à racines intactes, de son côté, Hansteen constata que les *Lemna* se développent et bourgeonnent à l'obscurité, à la surface des solutions sucrées, mais on ne sait pas s'il y a dans ces conditions une augmentation du poids de la substance sèche.

Toutes ces recherches ont d'ailleurs comme caractère commun d'avoir été faites sans précaution d'aseptie et de ce que le sucre d'une solution disparaît au cours des expériences on ne peut conclure avec sécurité à son utilisation par les plantes, il fallait donc de toute nécessité établir des cultures aseptiques des plantes vertes, s'assurer que le sucre fourni disparaît et que le poids de la substance sèche de la plante cultivée augmente de ce fait.

### 1 Culture aseptique des végétaux supérieurs

Pour réaliser des cultures de plantes vasculaires a l'abri de tout microorganisme, on emploie, en ce qui concerne la verrerie et les solutions nutritives, la même technique qu'en bactériologie, il faut, d'autre part, stériliser les graines qu'on désire ensemencer ; on y arrive en les traitant rapidement par de l'alcool absolu qui pénètre dans tous les replis du tegument et prépare ainsi l'action des liquides ultérieurs, en réalisant une sorte de décapage de la surface Les antiseptiques employés sont ou bien le sublimé à 1 °/₀ agissant de 1 à 2 minutes, l'eau oxygénée dont l'action doit s'exercer beaucoup plus longtemps ou encore l'hypochlorite de chaux, on enlève l'excès de la substance antiseptique par des lavages successifs à l'eau stérilisee, d'ailleurs pour chaque espece de graine, il faut déterminer au prealable la nature, la dose d'antiseptique et la duree de contact les plus favorables, et s'assurer qu'on s'est bien debarrassé de la présence de tout microorganisme par des ensemencements sur des milieux nutritifs appropriés

Il est des cas où il est particulièrement difficile d'obtenir des semences stériles, c'est ce qui arrive par exemple pour le *Dahlia*, dont le péricarpe contient toujours de nombreux germes bactériens et fongiques, si on cherche à stériliser toute l'épaisseur de ce péricarpe et du tégument séminal, on n'y arrive qu'en tuant la plantule On peut cependant obtenir des germinations aseptiques de la plante en question en mettant les akènes en contact avec de

l'eau stérilisée jusqu'a ce que l'enveloppe soit suffisamment imbibee pour qu'en exerçant une legere pression sur les côtes on puisse faire sortir la plantule, celle-ci, traitée par l'eau oxygénée, peut alors germer isolement sans qu'il y ait contamination, je me contente de citer cet exemple pour montrer que chaque graine peut présenter des particularités auxquelles on doit faire correspondre des traitements appropriés en vue des cultures aseptiques

Lorsqu'il y a avantage à ne pas faire intervenir d'antiseptique pour la stérilisation, on peut s'adresser à des graines qu'on prélève aseptiquement à l'intérieur de fruits sains

On transporte les graines aseptiques ou rendues aseptiques sur de l'ouate hydrophile humide, également stérilisée, contenue dans des tubes à essais; la germination s'effectue alors pour les graines dont le tégument était intact et n'a pas laissé pénétrer la substance antiseptique employée au contact de l'amande, les jeunes plantules, une fois germées, sont transportées sur les solutions dont on veut etudier l'action nutritive, les parties aériennes sont maintenues en dehors du liquide par divers procédés dont l'un consiste à solidifier la solution par l'addition de gelose à 1,5 %, on peut aussi employer comme substratum de la ponce qui s'imbibe du liquide nutritif et réalise une sorte de sol artificiel très favorable au développement de l'appareil radiculaire

La forme des vases employés peut être très variée, mais elle se rapporte à deux modes différents de culture, le dispositif le plus simple con-

siste à utiliser des tubes ordinaires fermés l'ouate O, et à l'intérieur desquels s'effectue tout développement de la plan (fig 84, I), le coton perm les échanges avec l'atmo phère tout en diminuant rapidité avec laquelle s'ét blit l'équilibre de compo tion ; ce mode de culture e identique à celui qui est c dinairement employé po les Bactéries et les Cha pignons et a l'avantage se prêter aisément à de no breuses cultures, on pe coiffer l'ouverture du tu d'un capuchon de verre qui permet de placer l tubes au dehors, sans avc à craindre que la pluie vienne mouiller et contan ner le bouchon d'ouate

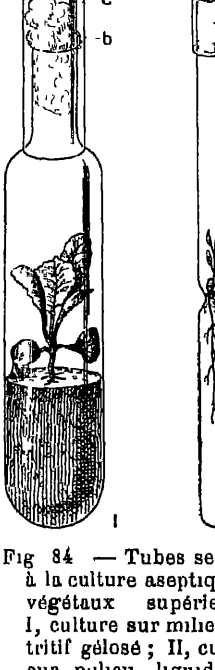



Fig 84 — Tubes servant à la culture aseptique de végétaux supérieurs ; I, culture sur milieu nutritif gélosé ; II, culture sur milieu liquide, la graine étant maintenue par un étranglement R du tube

On peut aussi utilis pour des cultures en milie liquides des tubes de ver suffisamment étranglés ve leur milieu (fig 84, II) po retenir les graines, sur le quelles on expérimente, dessus de la partie rétrécie R, le liquide remplit partie inférieure A du tube, et la tige peut se dév lopper dans la partie supérieure B sans qu'on ait

craindre l'immersion de la plante dans le liquide et sans qu'on ait à faire intervenir de supports spéciaux pour maintenir constamment la graine au dessus du liquide.

Avec les dispositifs dont il vient d'être question, la partie aérienne de la plante se développe dans une atmosphère très humide, où la transpiration est par suite très amoindrie, et les échanges gazeux avec l'atmosphère sont ralentis du fait du bouchon d'ouate qui ferme les vases, lorsqu'on veut obtenir le développement de la tige dans l'atmosphère, on emploie des vases spéciaux qui permettent de passer d'un début de développement s'effectuant a l'intérieur du flacon de culture à une croissance à l'air extérieur, sans risquer de provoquer une contamination du liquide nutritif Différents auteurs, Schulow, Combes, Gerklhorn, ont proposé des modèles dont il est facile de varier les dispositions suivant les plantes envisagées et la nature des recherches effectuées, je me contenterai de reproduire ici, par la figure 85, le flacon de culture utilisé par Combes, sa partie essentielle consiste en

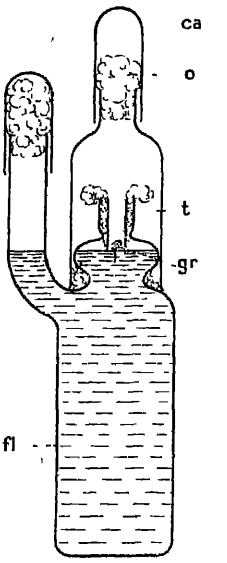



Fig 85 — Vase permettant de réaliser la culture aseptique d'une plante supérieure, en permettant le développement de la tige dans l'atmosphère libre

un petit tube de verre *t* fixé par de l'ouate dans le col de vase *fl* contenant la solution nutritive; la graine en vue de germination *gr* est introduite aseptiquement, en enlevant le capuchon *ca* et le tampon *o*, dans le fond de ce tube, où elle est maintenue par de la mousseline qui en forme le fond, le tube permet à la tige de s'allonger et, quand celle-ci a atteint un développement suffisant, on retire le tube avec une pince flambée et on tasse l'ouate qui l'enserrait contre la plante, on peut ensuite enlever le tampon d'ouate *o* et le capuchon *ca* qui protégeaient l'ouverture du flacon

### 2 Utilisation des sucres

Les premières experiences effectuees dans des conditions aseptiques (MAZÉ) ont eu pour objet de prolonger, à l'obscurité, le mode de nutrition que présentent normalement les plantes supérieures dans leur phase de germination De jeunes plantules de *Vicia* étaient placées sur des solutions aqueuses renfermant les sels minéraux nécessaires et une quantité de glucose variant de 1 à 6 °/₀, dans ces conditions, les résultats relatifs aux récoltes obtenues au bout du même temps sont les suivants

| GLUCOSE °/₀ | SUBSTANCE SÈCHE (mgr) | | GAIN |
|---|---|---|---|
| | GRAINE | PLANTE | |
| 0 | 202 | 161 | — 41 |
| 1 | » | 269 | + 67 |
| 2 | » | 277 | + 75 |
| 4 | » | 838 | + 636 |
| 6 | » | 710 | + 508 |

Les nombres correspondant aux gains de substances ternaires sont d'ailleurs un peu moins élevés que ceux qui sont portés dans ce tableau et qui sont relatifs au total des substances organiques et des substances minérales, mais le sens du phenomène n'est nullement modifié si on opère la correction concernant l'absorption de sels minéraux, il y a donc eu assimilation de glucose Mais le développement de telles plantules ne va pas loin à l'obscurité, même en présence de glucose, et il y avait lieu de se demander si de telles substances sont bien absorbées et utilisées par les plantes vertes, à la lumière, et jusqu'à quel point on pourrait alors assurer, grâce à leur absorption, le développement des végétaux

C'est la question que J Laurent (1903) s'attacha à résoudre, l'auteur institua tout d'abord des expériences préliminaires dans lesquelles les précautions aseptiques n'étaient pas rigoureuses, et qui se rattachent par suite à la méthode déjà employée par de Saussure, cependant, en raison de la faible durée de ces essais, les résultats obtenus peuvent en être retenus, d'autant que la cause d'erreur provenant de l'intervention des microorganismes était évaluée et reconnue négligeable

Des grains de Maïs, germés sur de la sciure de bois humide, étaient mis à se développer sur un liquide nutritif correspondant à la solution Detmer, à 1 litre de ce liquide bouilli étaient ajoutés 2 grammes de glucose, au bout de 47 heures il ne restait que 860 centimètres cubes de liquide renfermant 1gr72 de glucose, le Maïs a donc absorbé de

l'eau et du glucose, d'ailleurs la concentratio
sucre ne se trouve pas modifiee.

Ces essais mettaient donc bien en évidence l
sorption du sucre fourni aux racines, mais pou

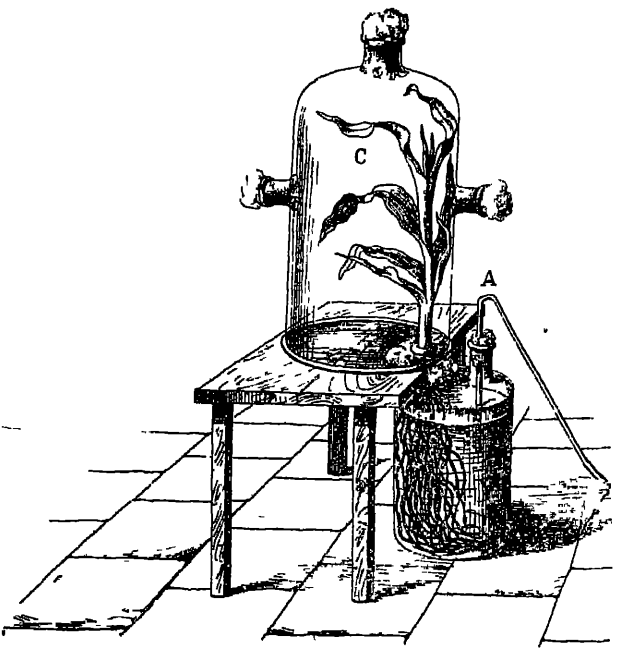



Fig 86 — Dispositif employé par J Laurent et destiné
mettre en évidence l'absorption du sucre par les végétaux
supérieurs

mettre à l'abri de toute cause d'erreur et pour réa
liser des cultures de longue durée J Laurent pri
dans une seconde série d'expériences, toutes le

précautions nécessaires pour assurer une aseptie complète

Reprenons des grains aseptiques de Maïs et plaçons-les sur une solution glucosée contenue dans un vase à deux tubulures (fig. 86), par une de ces tubulures la plante, maintenue au dessus de la solution à l'aide d'une mousseline, sort à travers un tampon d'ouate et peut se développer à l'intérieur d'une cloche présentant deux tubulures latérales que nous supposons tout d'abord fermees par des tampons d'ouate permettant les echanges avec l'atmosphère interne, a travers la deuxième tubulure du flacon passe un tube coudé AB et fermé à son extremité B, lors de la stérilisation du flacon, l'air contenu dans ce tube est chasse, remplacé par de la vapeur d'eau, et lors du refroidissement, ce tube se remplit de la solution glucosée contenue dans le vase On peut, en brisant l'extrémité B, effectuer des prises de liquide à diverses phases du développement, et on constate ainsi que la quantité de glucose va en diminuant progressivement, le sucre est donc bien utilise, de plus, la plante se développant dans ces conditions apparaît plus vigoureuse qu'une plante témoin n'ayant à sa disposition que les substances minérales de la solution nutritive, elle est d'un vert plus intense et le poids de sa substance sèche est egalement plus élevé

Considérons une des cultures effectuees sur glucose, un grain de Maïs correspondant à un poids de substance sèche de 310 milligrammes, a été ensemencé sur 2 litres de liquide de Detmer additionné de 2 grammes de glucose, au bout de 67

jours le grain desseché pesait 190 milligrammes, la tige et les feuilles 430 milligrammes, la racine 60 milligrammes, soit au total un poids de 680 milligrammes de substance sèche, c'est à dire une augmentation de 364 milligrammes, quant au glucose il en était disparu 585 milligrammes

Mais dans l'expérience précedente le développement s'effectuait à la lumière et en présence d'air normal, l'assimilation chlorophyllienne intervenait donc et la question se posait de savoir dans quelle mesure le glucose de la solution était capable de suppleer a cette fonction lorsqu'on venait à priver la plante de gaz carbonique Pour y arriver il suffisait d'introduire dans l'intérieur même de la cloche et dans les tubulures latérales des fragments de potasse caustique, dans ces conditions la nutrition de la plante reste assurée grâce au glucose de la solution qui se trouve ainsi suppléer à l'insuffisance de la fonction chlorophyllienne

Le saccharose, le maltose, la glycérine ont fourni à J. Laurent des résultats analogues, l'amidon ni la dextrine ne se sont par contre comportés comme des aliments pour le Maïs

Dans les recherches de J Laurent les poids de matière seche les plus élevés étaient au bout de 31 jours de 682 milligrammes, au bout de 62 jours de 1186 milligrammes, ces poids sont très inferieurs à ceux qui correspondent à des plantes développees pendant le même temps dans des conditions normales; Maze et Perrier, attribuant ce fait à la composition du liquide minéral employé (liquide Detmer), se sont appliqués à réaliser des expé-

riences dans lesquelles, les témoins se developpant d'une manière aussi vigoureuse que des plantes developpées dans un sol fertile, on reussisse à obtenir pour des plantes, à qui on offre différentes substances sucrees, un poids de substance sèche plus considérable que pour ces témoins Ces experiences ont porte egalement sur le Mais, les plantes mises en presence du saccharose ou de glucose ont fourni au bout de 30 jours les résultats suivants .

| | SUCRE INITIAL | SUCRE DISPARU | POIDS de la Substance sèche |
|---|---|---|---|
| Saccharose | 32gr088 | 14gr046 | 19gr130 |
| Glucose | 35gr782 | 11gr267 | 15gr533 |

Les plantes arrivaient dans ces conditions à produire leurs organes floraux et la fécondation s'opérait normalement

Dans ces experiences la glycérine s'est comportée comme nuisible au Mais, si on remplace la solution nutritive d'une plante en voie de développement par une solution minérale additionnée de 0,6 pour 1000 de glycerine, la plante reste chétive et le poids qu'elle atteint est beaucoup plus faible que dans les conditions normales, si donc la glycerine peut être utilisée à l'obscurité par de jeunes plantes, son action devient defavorable lorsque le végétal se développe à la lumière.

Dans un travail, dont le principal objet était d'ailleurs de rechercher l'action de l'aliment organique sur les caracteres morphologiques des

plantes supérieures, j'ai retrouvé (1907) des faits analogues à ceux qui viennent d'être exposés en m'adressant au Radis, à l'Ipomée, au Cresson et à l'Oignon, j'ai pu par exemple constater que le Radis absorbait et utilisait le glucose, le lévulose, le saccharose, le maltose et le lactose, alors que la glycérine, le galactose, l'arabinose, la mannite, l'amidon, l'inuline et la gomme arabique restent inemployés

Par deux procédés très différents il m'a été possible de me mettre à l'abri de la cause d'erreur provenant de l'assimilation chlorophyllienne et de rapporter avec sécurité l'augmentation du poids de la substance sèche à l'absorption d'un sucre.

Prenons comme vase de culture un tube cylindrique assez large (fig. 84, I), dont le col est tout d'abord fermé par un tampon d'ouate, puis, quand la culture est en bonne voie, remplaçons ce tampon par un bouchon de caoutchouc stérilisé, de façon que la fermeture du tube soit absolument hermétique Abandonnons la culture aux alternatives de jour et de nuit, pendant la nuit la plante respire et l'atmosphère s'enrichit en gaz carbonique, mais à la lumière ce gaz est repris par l'assimilation chlorophyllienne et bientôt l'atmosphère reprend très sensiblement sa composition primitive, au bout de plusieurs semaines l'atmosphère du tube n'est pas suffisamment modifiée pour influer sur le développement du végétal Or, dans ces conditions, l'assimilation chlorophyllienne porte uniquement sur le gaz carbonique produit par la plante qui récupère simplement ainsi le carbone perdu, et il ne

peut y avoir de ce fait une augmentation du poids de la substance sèche fabriquée, si une telle augmentation s'observe elle revient à la substance organique mise à la disposition de la plante; et en fait on obtient ainsi en deux mois, à partir de plantules de Radis de 10 milligrammes des plantes pesant à l'etat sec 230 milligrammes et plus, lorsque le glucose est fourni à la concentration de 10 %.

J'ai pu encore montrer l'utilisation du glucose fourni artificiellement à une plante normalement autotrophe en utilisant un fait présenté par le Radis, si on detache aseptiquement un cotylédon d'une jeune plantule et qu'on le place à la surface d'un milieu gélose et glucosé, ce cotylédon poursuit son développement, il absorbe du sucre et donne naissance à une ou plusieurs racines adventives qui apparaissent au niveau de la section cicatrisée, or ces racines sont capables de se tubériser à la manière de la racine normale, pendant ce temps le cotylédon jaunit, puis se dessèche et devient entièrement blanc, à partir de ce moment il n'intervient à aucun titre dans la nutrition de la racine et cependant la tubérisation de celle-ci progresse, nous sommes donc en presence d'une nutrition purement saprophytique aux dépens du sucre extérieur

La concentration des sucres fournis artificiellement aux plantes supérieures peut amener des changements importants dans la nature et le taux des hydrates de carbone contenus à l'intérieur des tissus, le Radis m'a fourni à cet egard des résultats

articulièrement frappants Cultivee en tubes fermés à l'ouate, la plante en question ne forme de tubercules que sur des solutions contenant au moins % d'un sucre assimilable, tel que le glucose, et our cette dernière concentration les tubercules ne ontiennent guère, comme ceux qui se sont développés dans les conditions ordinaires de culture, ue des sucres solubles, mais si on opère avec des quides contenant des doses croissantes de sucre, lant par exemple jusqu'à 10 % de glucose ou 15 % e saccharose, on constate qu'une grande quantité 'amidon se constitue dans le tubercule et la teneur n cette substance peut atteindre celle qui est normalement realisée pour les tubercules de la Pomme e terre, les nombres suivants donnent une idée e ces modifications (ils sont rapportés à 100 de ubstance fraîche) ·

| | RADIS CULTIVÉS | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | EN PLEINE TERRE | SUR GLUCOSE A 5 % | SUR GLUCOSE A 10 % | SUR GLUCOSE A 10 % (TUBES FERMÉS) | SUR SACCHAROSE A 15 % |
| Sucres solubles | 1,60 | 2,31 | 2,61 | 3,88 | 7,04 |
| Amidon . | 0 | 1,60 | 3,05 | 5,61 | 11,11 |
| TOTAL . | 1 60 | 3,91 | 5,66 | 9,49 | 18,15 |

n voit que la quantité des sucres augmente régulièrement avec la concentration du liquide nutritif

et qu'en même temps la polymerisation devient plus intense

Plus récemment (1916) L KNUDSON a repris la question de l'absorption des sucres par les plantes supérieures, l'auteur a vérifie les résultats precédemment obtenus en ce qui concerne le Maïs, le Radis et les a étendus à plusieurs autres espèces vegétales, Pois, *Phleum pratense*, *Vicia villosa*, Chou, Mélilot blanc, Trèfle incarnat En dehors des faits déjà acquis ces nouvelles experiences montrent que les différentes plantes ne se comportent pas d'une manière identique vis à vis des divers sucres qu'on met à leur disposition, alors que le Mais se developpe le mieux en presence de glucose et de levulose, puis de saccharose et enfin de maltose, le Pois utilise dans un ordre decroissant le saccharose, le glucose et le maltose, alors que le Pois absorbe le lactose, le *Phleum* n'utilise pas ce sucre, du moins à la lumiere, et nous supposons implicitement dans tout ce qui précède, que les cultures sont exposees a la lumière du jour

KNUDSON a montré de plus que les racines de *Vicia villosa* sont capables d'absorber le glucose alors que celui-ci est fourni à une grande dilution, celle de 90 milligrammes par litre par exemple ; des cultures de Vicia faites en présence de 50 centimètres cubes d'une telle solution en extraient le glucose au bout d'un mois, alors que des flacons témoins présentaient encore les réactions du sucre réducteur introduit

Nous retrouverons ailleurs les resultats qu'a obtenus l'auteur touchant la manière dont les sucres

fournis artificiellement à une plante supérieure influent sur la respiration, mais signalons encore le fait que certains sucres peuvent se comporter comme des poisons dans les conditions de culture que nous envisageons, c'est ainsi que le galactose est toxique pour la Vesce et le Pois, même à la concentration de 0,0125 %, les racines apparaissent nettement altérées. Nous avons étudié précédemment le phénomène d'antitoxicité, surtout en ce qui concerne les substances minérales, nous en retrouvons ici un exemple remarquable s'appliquant aux sucres, si on vient à ajouter à une solution nutritive contenant du galactose une certaine quantité de glucose, l'effet toxique du premier sucre disparaît, l'action vénéneuse exercée par le galactose à la concentration de 0 M, 05 est neutralisée par l'addition de glucose à la concentration de 0 M, 10, KNUDSON pense que le galactose agit par les produits d'oxydation qui en dérivent à l'intérieur des cellules et que le glucose doit agir comme antitoxique en empêchant la pénétration du galactose, comme cela a lieu entre substances minérales

### 3 Action de la lumière sur l'utilisation des sucres

Nous avons ordinairement supposé dans ce qui précède, que les cultures étaient exposées aux alternatives normales de jour et de nuit, si elles sont maintenues d'une manière constante à l'obscurité on observe bien encore une augmentation du poids de la matière sèche par rapport à un témoin auquel

on ne donne pas de sucre, comme l'ont montré les expériences de Mazé sur la Vesce de Narbonne, mais cette augmentation porte souvent sur des récoltes qui restent inférieures au poids de la substance sèche de la graine, les nombres que je transcris ci-dessous sont empruntés au travail de Knudson et correspondent aux poids obtenus au bout de 30 jours pour des plantules de Maïs exposées à la lumière ou maintenues à l'obscurité :

| POIDS DE SUBSTANCE SÈCHE | | | LUMIÈRE | OBSCURITÉ |
|---|---|---|---|---|
| Graine | | | 296 | 296 |
| PLANTE CULTIVÉE SUR | Solution minérale | | 219 | 162 |
| | — | + glucose 2 % | 423 | 276 |
| | — | + lévulose 2 % | 425 | 257 |
| | — | + maltose 2 % | 311 | 256 |
| | — | + saccharose 2 % | 381 | 247 |

La lumière favorise donc très nettement l'assimilation des sucres considérés. Une série de recherches ont été effectuées en vue de déterminer quelle était l'intensité lumineuse optima pour l'utilisation des matières organiques par les plantes supérieures, et de comparer cette intensité à celle qui correspond au phénomène chlorophyllien de l'assimilation du gaz carbonique

Prenons avec Lubimenko, des plantules de *Pinus*.

*Pinea* débarrassées de leur endosperme et plaçons-les sur des solutions sucrées à différentes intensités lumineuses, on constate que l'assimilation du sucre croît tout d'abord avec l'intensité de l'éclairement, passe par un maximum, puis décroît, or la diminution a déjà lieu pour une intensité lumineuse très faible, si faible que l'assimilation chlorophyllienne commence à peine à se manifester

Des expériences analogues ont été réalisées par Lubimenko avec des fruits d'*Acer pseudoplatanus*, ceux-ci sont normalement verts, si on vient à les enfermer de bonne heure dans des sacs plus ou moins pénétrables à la lumière, on constate qu'à l'obscurité complète il n'y a aucun développement, les jeunes fruits tombent, ne pouvant utiliser les substances nutritives qui leur arrivent, à un éclairement très faible, réalisé à l'intérieur de sacs de papier noir, le développement apparaît comme normal en ce qui concerne le volume, le poids, la quantité de réserves, et cependant il ne s'est pas formé de chlorophylle, comme on peut s'en assurer au spectroscope

Il faut donc très peu de lumière pour réaliser l'assimilation des matières organiques venant de la tige ou absorbées à partir d'une solution artificielle et son intervention apparaît à Lubimenko comme étant sans rapport avec le phénomène chlorophyllien.

Knudson a observé d'autre part que la lumière peut intervenir en empêchant l'utilisation de certains sucres qui sont absorbés à l'obscurité, ce serait le cas du lactose pour le *Phleum pratense*, de

même le facteur considéré pourrait modifier la valeur alimentaire relative des différents sucres.

L'action de très faibles intensités lumineuses sur l'absorption des sucres paraît d'ailleurs différente de celle qu'on observe pour des plantes entières, se développant à des intensités lumineuses normales et présentant une assimilation chlorophyllienne importante, du fait de cette dernière il se produit un grand développement des organes et on peut concevoir que l'absorption des sucres arrive alors à varier proportionnellement au poids même de la plante. C'est ce qu'ont observé Me Cebrian de Besteiro et M Michel-Durand avec des Pois cultivés à des éclairements représentés par 1/9, 1/3, 1/2 et 1 de l'éclairement naturel normal, les cultures étaient effectuées de manière à ce que les organes aériens se développent dans l'atmosphère libre, on observait aussi les quantités suivantes de glucose absorbé, qui se trouvent être sensiblement proportionnelles aux poids des plantes, il s'agit ici d'une action indirecte de l'éclairement sur l'absorption des sucres par les racines

| ECLAIREMENTS | GAIN EN SUBSTANCE SÈCHE | GLUCOSE ABSORBÉ |
|---|---|---|
| 1/9 | 47 | 123 |
| 1/3 | 391 | 315 |
| 1/2 | 534 | 394 |
| 1 | 826 | 541 |

### 4 Utilisation des glucosides fournis artificiellement à la plante

Nous avons vu que la nature physiologique des glucosides reste encore sujette à controverse lorsqu'on ne fait appel pour la résoudre qu'à des considérations tirees des variations quantitatives de ces produits au cours du developpement des différents organes Il est bien évident que le problème serait résolu d'une maniere definitive si, en faisant absorber des glucosides aux plantes qui les produisent, on pouvait observer soit une action toxique, soit une utilisation demontrée par la disparition du produit consideré et par une augmentation corrélative du poids de la matiere sèche de la plante.

Certaines experiences ont été faites tout d'abord sans precautions particulieres d'aseptie, comme les premières realisées sur les sucres, c'est ainsi que Cornevin rechercha quelle est l'action de la saponine de l'*Agrostemma Githago* sur la germination de cette plante; les graines dont le tégument etait entaillé, étaient imbibees d'une solution de saponine pendant un temps variant de 6 à 48 heures, puis mises à germer en terre ; l'auteur constata que la saponine n'empêche absolument pas la germination, elle n'agit pas comme toxique

Mais ce sont les expériences de Ciamician et Ravenna qui doivent nous retenir, ces auteurs ont fait absorber des glucosides (salicine, arbutine) ou leurs produits de dédoublement (saligénine, hydroquinone, salicylate de méthyle ) à de jeunes

plantes de Maïs, de Haricot, soit par leurs racines, soit au moyen d'entailles pratiquées dans la tige, cette seconde technique consistait à réaliser des cavités de 2 centimètres de profondeur, de 6 centimètres de long et de 1 centimètre de largeur, à les remplir du produit expérimenté et à les fermer à l'aide du lambeau correspondant d'écorce, qui était laissé adhérent à la tige, une ligature et une obturation à la paraffine assuraient la permanence du contact des produits introduits avec les tissus de la plante

Dans ces conditions on voit que les glucosides sont mieux supportés par le végétal que leurs produits aromatiques de dédoublement, si on fait ainsi absorber de la saligenine à du Maïs, on constate qu'une partie de cette substance disparaît par oxydation et qu'une autre se transforme en un glucoside qui n'est autre que la salicine et il s'établit un équilibre entre les quantités de saligenine libre et de salicine. Ciamician et Ravenna adoptent l'opinion suivant laquelle les glucosides seraient des matières de reserve, mais de ce qu'il s'est produit dans le Maïs de la salicine à partir de la saligénine et des sucres de la plante cela ne prouve pas nécessairement que la salicine soit une substance capable de se comporter comme alimentaire, nous ne savons pas encore si la plante peut augmenter la masse de sa matière sèche aux dépens de la substance considérée

R Combes a utilisé la méthode des cultures aseptiques pour chercher à déterminer ce dernier point, le glucoside était mis à la disposition des racines

soit d'une plante de l'espèce végétale produisant la substance etudiee, soit d'une plante d'une autre espèce n'elaborant pas ce corps

Si on s'adresse par exemple à la saponine de l'*Agrostemma Githago*, on constate que cette plante se développe d'une manière normale, même en présence de solutions tres concentrées en glucoside (jusqu'a 10 %), mais si la substance ne se comporte pas comme toxique, on n'observe aucune augmentation du poids de la plante mise en sa présence, on retrouve d'autre part toute la saponine à la fin de l'expérience dans le milieu de culture, la saponine n'a pas été absorbée

Remplaçons l'*Agrostemma Githago* par le Pois, le Radis, qui ne fabriquent pas de saponine, nous ne constatons pas davantage d'absorption, mais il se produit une action toxique très marquée sur les racines de la plante cultivee en presence de saponine, et cela même à des dilutions considerables (0,01 %), il en resulte une diminution appréciable pour le poids de la matiere sèche La méthode applicable au cas des sucres solubles, ne l'est donc pas ici, en raison de l'imperméabilité de la racine vis à vis du glucoside envisagé, la question reste donc encore posée de savoir si les glucosides sont bien des matieres de réserve pour les plantes supérieures

### 5 Utilisation des acides organiques par les plantes supérieures

La méthode des cultures aseptiques a permis également à Ravin de rechercher si les acides orga-

niques peuvent se comporter comme des sources de carbone pour les végétaux vasculaires, les recherches ont porté sur le Radis, à la disposition duquel on mettait un liquide uniquement minéral (liquide de KNOP), le même liquide additionné de glucose (culture fonctionnant comme second témoin) ou d'un acide organique, celui-ci était offert à la plante à une dilution correspondant au $\frac{1}{200}$ de leur poids moléculaire, sous forme d'acide libre ou de sel potassique ; l'influence du potassium ajouté dans ce dernier cas pouvait être appréciée par une culture dont le liquide nutritif contenait du sulfate ou du chlorure de potassium, quant au glucose introduit dans le second milieu témoin, il correspondait à la même quantité de carbone que celle de l'acide considéré, les chiffres suivants donnent une idée de l'utilisation des acides organiques, au cours de cultures effectuées en atmosphère confinée.

| | POIDS DE MATIÈRE SÈCHE |
|---|---|
| Solution de Knop | 11,7 |
| — + glucose | 30,5 |
| — + acide malique | 29,3 |
| — + acide tartrique | 24,9 |
| — + acide succinique | 34,8 |
| — + acide citrique | 32,8 |
| — + sulfate de potassium | 17 |
| — + malate bipotassique | 29,9 |
| — + citrate tripotassique | 26,8 |
| — + tartrate monopotassique | 26,5 |
| — + succinate monopotassique | 31,5 |

L'acide oxalique s'est comporté comme toxique, mais on voit que les acides qui viennent d'être mentionnés sont nettement utilisés par la plante dont ils augmentent le poids sec d'une manière très appréciable, c'est l'acide succinique qui apparaît comme constituant la meilleure source de carbone organique

### 6 Utilisation des alcools par les végétaux supérieurs

Leurs expériences sur l'utilisation des sucres par les plantes vasculaires ont conduit Mazé et Perrier à rechercher si les alcools éthylique et methylique pouvaient constituer une source de carbone pour les plantes supérieures, si on vient à remplacer la solution nutritive d'un Maïs se développant à la lumière par des solutions d'alcool éthylique ou d'alcool méthylique a 0,5 % on observe une action très différente ; la première substance se comporte nettement comme toxique ; le développement se trouve arrêté et les auteurs rapportent le fait à la formation d'aldehyde Dans le second cas, on ne constate pas d'action nuisible et le développement paraît activé, sans que les auteurs aient établi une augmentation dans le rendement en matière sèche du fait de l'alcool absorbé si ce dernier point était demontré on se trouverait en présence d'un argument important en faveur de l'hypothèse suivant laquelle l'aldéhyde formique serait le premier corps formé dans l'assimilation chlorophyllienne

Ajoutons que Maze et Perrier n'ont obtenu que des résultats négatifs dans leurs essais de produc-

tion d'amidon par des rameaux débarrassés de ce corps par un séjour à l'obscurité et à qui on faisait ensuite absorber de l'alcool methylique

## B — NUTRITION CARBONEE ORGANIQUE DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES ET DES MOUSSES

Quelques recherches ont été de même effectuées sur des plantes vertes autres que des Phanérogames en ce qui concerne l'utilisation des substances organiques ternaires C'est ainsi que les prothalles de differentes Fougères ont ete obtenues en cultures aseptiques par G Perrin à partir de spores sur des milieux glucoses, la présence de sucre rend le developpement beaucoup plus rapide et permet de le pousser plus loin J'ai moi-même montré que divers sucres (glucose, lévulose, saccharose) favorisent d'une maniere tres intense la germination des spores d'*Equisetum* et le développement des prothalles de ces végétaux

P Becquerel et C Servettaz ont, de leur côte, effectue des cultures de Mousses à partir de leurs spores et montré que ces plantes sont elles aussi capables d'utiliser le carbone des substances sucrées Les Mousses ne paraissent pas utiliser l'empois d'amidon, l'inuline, ni les gommes et les dextrines, les disaccharides (saccharose, maltose, lactose) sont faiblement absorbés, le glucose et le lévulose se comportent au contraire comme d'excel-

lents aliments, à condition de ne pas dépasser la concentration de 1 %. La chlorophylle des Mousses est très sensible à la présence des sucres dans le milieu nutritif et s'affaiblit nettement en leur présence, comme nous allons le voir se produire pour certaines Algues, les Mousses présentent également en commun avec ces derniers végétaux le caractère de pouvoir développer leur pigment assimilateur à l'obscurité.

L'assimilation des sucres par les Mousses a encore lieu à l'obscurité, en présence de sucres, mais, comme pour les Phanérogames, d'une manière très réduite.

## C — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES ALGUES

La question de nutrition organique des Algues a donné lieu à de nombreux travaux, les uns effectués sans asepsie, les autres à partir de cultures pures, les Algues vertes qu'on a réussi à obtenir ainsi sont des espèces unicellulaires, telles que les *Scenedesmus*, *Chlorella*, *Protococcus*, *Pleurococcus*, *Stichococcus*, *Chlorothecium*, *Cystococcus*, on a pu également réaliser des cultures pures de certaines Diatomées. On a employé soit des milieux liquides, soit des tranches de Carotte, de Pomme de terre, ou le plus souvent des solutions nutritives rendues solides par l'addition de gélatine, de gélose ou encore de silice gélatineuse.

Il est aisé de se rendre compte que plusieurs subs-

tances sucrées peuvent jouer vis à vis des Algues le même rôle que les produits provenant de l'assimilation chlorophyllienne, la croissance est augmentée dans de grandes proportions par l'addition au milieu nutritif minéral de divers sucres, nous avons montré par exemple, MAZUCHOT et moi, dans un travail relatif au *Stichococcus bacillaris*, que les sucres les plus favorables au développement de cette Algue sont, par ordre décroissant d'action, le glucose, le levulose, la dextrine, les gommes, la glycérine, la mannite, le saccharose, l'inuline et enfin l'amidon, de même KRUGER a donné pour le *Chlorella protothecoides* la liste suivante : glucose, galactose, glycerine, maltose, dextrine, lactose, le saccharose, l'inuline et la mannite sont sans action, le *Chlorothecium saccharophilum* n'assimile pas la glycérine, mais utilise la mannite. Il existe donc pour les Algues vertes, comme pour les vegetaux supérieurs, des différences specifiques relativement a la nature des sucres utilisés

Ce qui distingue le plus les Algues étudiees en cultures pures des plantes vasculaires, en ce qui concerne la nutrition organique, c'est l'action beaucoup plus faible, quelquefois nulle, qu'exerce la lumiere à cet égard, c'est ainsi que les *Chlorella* et les *Stichococcus* se développent parfaitement à l'obscurité en présence de sucres utilisables, la coloration verte est atténuée dans ce cas, mais cela est dû à la présence du sucre et non à l'obscurite, car on observe le même phénomène à la lumière, la chlorophylle des Algues en question se comporte donc d'une manière différente de celle des

végétaux supérieurs, puisque, pour ces derniers, le glucose détermine une accentuation du pigment et que celui-ci est très généralement incapable de se former à l'obscurité

On a étudié à plusieurs reprises la valeur alimentaire des acides organiques vis à vis des Algues, la plupart des travaux ont d'ailleurs été effectués sans aseptie, mais portaient sur des cultures de courte durée Les résultats sont encore fonction de l'espèce végétale envisagée, c'est ainsi que Bokorny, expérimentant sur des *Cladophora*, *Vaucheria*, *Spirogyra*, *Zygnema* et des Diatomées, a pu mettre en évidence l'utilisation des acides acétique et succinique fournis à la dose de 0,1 % et neutralisés par du potassium, du sodium ou du calcium, de son côté l'acide oxalique se comporte comme un poison, même à la dose de 1 $10^5$ D'autres auteurs ont montré que les acides citrique, tartrique, lactique, malique favorisaient le développement de certaines Algues. L'assimilation des acides organiques se trouve nettement favorisée par la lumière Ravin est le seul qui ait evalué l'action de ces substances par la mesure de la substance sèche élaborée, le poids des récoltes du *Chlorella* est très faible en présence des acides libres ou de leurs sels acides, les sels neutres sont au contraire bien utilisés, nous sommes en présence de végétaux très sensibles à l'acidité du milieu. Des cultures d'environ quatre mois ont donné les récoltes suivantes (milligrammes de substance sèche) :

| | |
|---|---|
| Molisch | 35 |
| Glucose | 48 |
| **ACIDES LIBRES** | |
| Acide succinique | 20 |
| — oxalique | 50 |
| — citrique | 31 |
| Molisch | 33,5 |
| + KCl | 40 |
| + $SO^4K^2$ | 42,5 |
| + glucose | 61 |

| | |
|---|---|
| **SELS ACIDES** | |
| Malate monopotassique | 23 |
| Succinate monopotassique | 27,5 |
| Oxalate monopotassique | 32 |
| Citrate monopotassique | 21,5 |
| Citrate bipotassique | 27 |
| **SELS NEUTRES** | |
| Malate bipotassique | 37 |
| Tartrate bipotassique | 49 |
| Succinate bipotassique | 50 |
| Oxalate bipotassique | 68,5 |
| Citrate tripotassique | 61 |

La détermination de la dose toxique des acides libres ou de leurs sels acides ou neutres montre d'ailleurs que c'est bien la fonction acide qui intervient pour expliquer ces différences ; les acides libres deviennent des poisons a la dose de $\frac{M}{2\,000}$ par litre, pour les sels acides la limite est de $\frac{M}{100}$, elle n'est plus que de $\frac{M}{20}$ pour les sels neutres.

Les Algues vertes peuvent, d'apres Bokorny, utiliser l'alcool méthylique et former à partir de ce corps, de l'amidon, alors que l'alcool éthylique n'est pas alimentaire et se comporte aisément comme toxique. Nous nous rappelons d'autre part que l'aldehyde formique, fourni sous la forme de methylsulfonate acide de sodium, est également utilisé par ces végétaux, il en serait de même pour le méthylal $CH^2\begin{matrix}CO\,CH^3\\CO\,CH^3\end{matrix}$

## D — UTILISATION DE L'HUMUS PAR LES VÉGETAUX CHLOROPHYLLIENS

Toutes les recherches dont il vient d'être question et qui sont relatives a l'utilisation directe des substances organiques par les plantes vertes ont surtout un intérêt théorique, quand les substances relativement simples que nous avons considérées existent dans le sol ce n'est qu'en tres faible quantité, mais nous avons vu que le point de départ des experiences que nous venons de relater est la question de l'utilisation du carbone des matieres assez complexes qui constituent l'humus, il est necessaire de revenir sur cette question à la lumière des faits dont elle a provoqué la decouverte.

On a tout d'abord recherché si des matières organiques fournies artificiellement au sol, dans les conditions ordinaires de vegétation, pouvaient influer sur le rendement des cultures J Laurent a comparé la récolte des Betteraves obtenues dans un sol normal et dans ce même sol arrosé par une solution de glucose à 1 %, il a obtenu les nombres qui suivent

| | POIDS DES RACINES | |
|---|---|---|
| | SUBSTANCE FRAICHE | SUBSTANCE SÈCHE |
| Pas de glucose | 44 | 5,50 |
| Glucose | 40 | 5,82 |

La matiere seche est un peu plus considerable en présence du glucose, mais dans d'autres experiences les resultats étaient inverses, si bien que rien de net ne ressort de pareilles expériences On comprend d'ailleurs que le glucose favorise le développement des moisissures dans le sol et l'intervention de celles-ci crée un ensemble de conditions mal définies qui peuvent avoir des consequences variables On ne peut mettre en évidence d'une façon certaine une augmentation dans le rendement qu'au cours d'expériences de courte durée, qui sont alors analogues à celles qu'on a effectuées à partir d'organes coupés mis en présence de differentes solutions organiques

Reprenant la methode des cultures pures, J Laurent a cherché à lui demander la solution de l'utilisation de la matière noire du sol, de l'acide humique, préparé artificiellement par l'action de l'acide chlorhydrique étendu sur le saccharose, est neutralisé par du carbonate de potassium, un gramme d'acide est dissout sous cette forme saline dans un litre d'eau qui est porte a l'ébullition pour chasser le gaz carbonique Après vingt et un jours de culture de plantules de Maïs, l'acide humique non absorbe est precipité par l'acide chlorhydrique et on peut evaluer la quantité de cette substance qui disparait, Laurent a constate ainsi qu'au bout de trois semaines de developpement, trois plantules, provenant de grains pesant ensemble 1.125 milligrammes à l'etat sec, présentaient un poids de substance sèche égal à 1 060 milligrammes et que 30 milligrammes d'acide

humique avaient disparu On est ainsi conduit à admettre une absorption de l'humus, mais l'augmentation de substance seche reste négative, elle s'est seulement montrée moins considérable en valeur absolue qu'en presence d'eau pure (65 milligrammes au lieu de 175 milligrammes), les plantes cultivees sur la solution d'humate de potassium paraissaient plus vigoureuses et LAURENT arrive à conclure que la substance ajoutee favorise le developpement en activant l'assimilation chlorophyllienne, il n'est d'ailleurs pas tenu compte de l'action du potassium ajoute en même temps que l'acide humique et qui ne se retrouve pas dans le témoin. Dans les vaisseaux du bois des radicelles, l'auteur a observe l'existence d'un produit qu'il considere comme representant la matiere humique, ce qui mettrait en évidence son absorption

Mais, pour avoir une demonstration directe de la nature alimentaire de l'humus vis à vis des plantes superieures, il est necessaire d'établir, comme cela a été fait pour les sucres, qu'on retrouve dans la plante le carbone de la substance absorbée, et cela dans des conditions telles qu'il n'existe que cette source de carbone pour la plante considérée J'ai cherché a effectuer le bilan du carbone pour des Radis cultivés sur du terreau stérilisé, en tubes hermetiquement fermes, de manière à ce que le gaz carbonique de l'atmosphère n'intervienne pas, si $C_g$ est la quantité de carbone contenue dans la graine, $C_p$ celle qui se trouve dans la plante développee, la difference $C_p - C_g$ correspondra au carbone utilise a partir de l'humus, si toutefois il ne

se produit pas de gaz carbonique à partir du terreau stérilisé

Or il se trouve que cette dernière condition n'est pas réalisée, le terreau dégage constamment du gaz carbonique, provenant d'une oxydation lente, indépendante de l'existence de microorganismes, un tube témoin fermé, contenant une quantité identique de terreau stérilisé, permet d'évaluer ce dégagement auquel correspond une quantité $C_h$ de carbone, on constate en mesurant le carbone $C_g$ et $C_p$ par combustion, qu'on a $C_p = C_g + C_h$ aux erreurs d'expériences près, c'est à dire que le gain en carbone de la plante est uniquement dû à l'assimilation du gaz carbonique dégagé par le terreau, il n'y a donc pas eu d'utilisation *directe* de la matière noire, le dégagement de gaz carbonique par le terreau intervient d'ailleurs sur le développement des plantes cultivées sous cloches ou sous châssis, l'action de l'humus sur la végétation a l'air libre des plantes autotrophes n'en est pas moins indéniable, mais il faut la rapporter à ses propriétés physiques, ainsi qu'aux composés azotés, au fer, etc, contenus dans la matière noire du sol

## E. — PLANTES VERTES PARASITES ET SAPROPHYTES

Nous avons signalé au chapitre précédent l'existence de plantes vasculaires dépourvues de chlorophylle et dont la nutrition carbonée était assurée

par une vie parasitaire ou saprophytique, il n'y a d'ailleurs aucune opposition necessaire entre ces deux genres d'existence et la présence dé la chlorophylle, certaines espèces se comportent en effet à la fois comme autotrophes et comme hétérotrophes

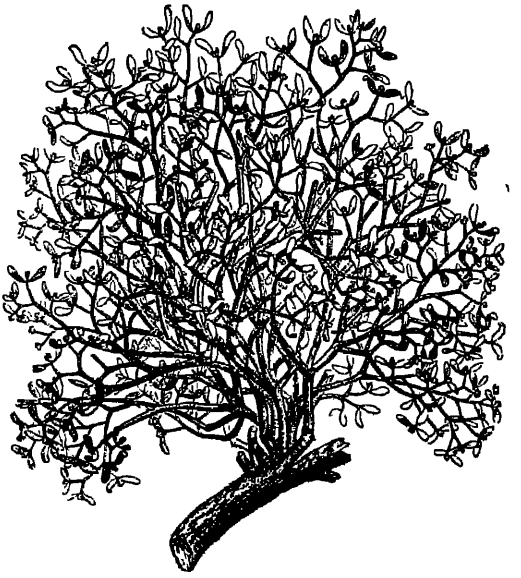


Fig. 87 — Gui implanté dans la tige d'un Pommier

Le Gui (fig. 87), les *Loranthus* (Loranthacées) sont des plantes vertes vivant en parasites sur différents arbres, dans la famille des Scrofulariees on trouve tous les intermediaires entre des espèces bien vertes, franchement autotrophes, telles que les

Véroniques, et les Orobanches qui sont exclusivement heterotrophes et ne presentent plus trace de chlorophylle, ce sont les *Euphrasia*, les *Bartsia*, les *Rhinanthus*, les *Pedicularis*, les *Melampyrum*, dont les racines presentent des suçoirs (fig 88) qui se fixent sur les racines d'autres espèces végétales On ne connaît pas la nature ni l'importance des echanges de substances organiques qui s'effectuent par les suçoirs, mais l'étude experimentale du pouvoir d'assimilation chlorophyllienne presenté par les feuilles de ces plantes peut nous renseigner indirectement sur le degre de parasitisme qu'elles presentent

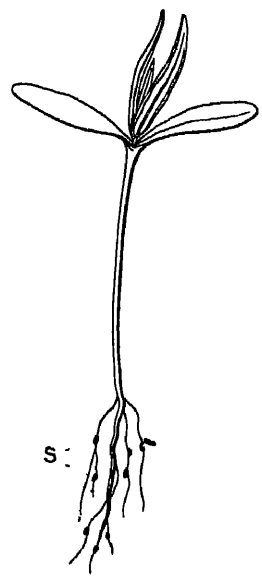



Fig 88 — Jeune plantule de *Melampyrum* dont les racines présentent des suçoirs *S*

Comparons par exemple l'assimilation chlorophyllienne du Gui et celle du Pommier à surface foliaire egale, on constate que si elle est représentee par 1 pour le Pommier elle est égale à 0,31 pour le Gui, soit sensiblement 1/3, mais d'autre part les feuilles du Gui ne sont pas caduques et leur assimilation a lieu pendant toute l'année, si bien qu'on est conduit à penser que ce mode de nutrition car-

bonée est suffisant pour assurer le développement d'ailleurs très lent de la plante, le Gui se contenterait d'emprunter à son hôte l'eau et les substances minérales et cette hypothèse est en accord avec la relation anatomique qui existe entre le parasite et l'hôte, c'est en effet dans le bois, c'est à dire dans l'appareil conducteur de la sève brute, que s'enfonçent, à la manière de coins, l'appareil radiculaire du Gui

Avec les différentes espèces parasites vertes de la famille des Scrofulariees G Bonnier a constaté au contraire que le pouvoir d'assimilation chlorophyllienne peut être notablement plus faible que celui d'une espece franchement autotrophe, telle qu'une Veronique ; chez l'*Euphrasia officinalis* on n'observe jamais, même à une lumière intense, de dégagement d'oxygène, l'assimilation photosynthétique existe bien encore, mais reste insuffisante pour changer le sens des échanges gazeux respiratoires, il doit exister de toute nécessité pour cette plante une source organique de carbone Pour le *Rhinanthus Crista-galli* et le *Bartsia alpina* on voit l'assimilation chlorophyllienne l'emporter sur la respiration, mais elle reste encore très faible, les *Melampyrum* et *Pedicularis* ont un pouvoir d'assimilation encore plus considérable, leur parasitisme est donc moins profond et cela explique que certains individus peuvent ne presenter que de rares suçoirs ou en être même tout à fait dépourvus

Les mycorhizes qui existent dans les plantes vasculaires dépourvues de chlorophylle se re-

trouvent dans bon nombre de plantes vertes (Pin, Hêtre, Aulne, Châtaignier, Ericacées ) et y jouent vraisemblablement le même rôle nutritif, on admet souvent que le Champignon engagé dans cette symbiose vient y puiser des matières hydrocarbonées pour céder à son tour à la plante qui l'hospitalise des sels minéraux et des matières azotees, mais lorsque la chlorophylle de l'hôte vient à disparaître il faut bien admettre que le Champignon constitue également une source de carbone et par continuité on peut se demander s'il n'en est pas encore de même dans le cas des plantes restant vertes

Plusieurs especes d'Orchidées, telles que le *Goodyera repens*, vivant dans l'humus gardent également une chlorophylle très active, mais présentent aussi une association fongique qui en font des plantes indirectement et partiellement saprophytiques, chez une autre Orchidée, le *Limodorum abortivum*, il existe encore une faible quantité de chlorophylle, masquée du reste par un pigment violet, et ne permettant qu'une assimilation qui reste toujours inférieure à la respiration ; il s'agit encore d'une plante vivant en saprophyte par l'intermédiaire des mycorhizes qu'elle présente

Et ainsi se trouve établie de diverses manières une continuité complète entre les plantes vertes absolument autotrophes et celles qui, dépourvues de chlorophylle, sont exclusivement hétérotrophes, des transitions insensibles s'observent entre le premier genre de vie d'une part, le parasitisme et le saprophitisme d'autre part, la théorie de Liebig,

relative à la nutrition purement minérale des végétaux supérieurs, n'est donc pas absolument exacte, ici, comme à bien d'autres points de vue, on peut répéter *natura non facit saltus* et considérer nos cadres d'étude comme présentant une rigidité artificielle.

# INDEX BIBLIOGRAPHIQUE


ACHALME (P ) *Electronique et biologie* Paris, Masson, 1913

ACTON (E -M ) The assimilation of Carbon by green Plants from certain organic compounds *Roy Soc London*, 1889, t XLVII, p 150

ANDRÉ (G ) *Chimie agricole*, I, *Chimie végétale* Paris, Baillière, 1909

ARMSTRONG (E -Fr ) *The simple carbohydrates and the glucosides* 3e éd Longmans, Green and Cy, London, 1919

ATKINS (W -R -G ) Cryoscopic determinations of the osmotic pressures of some plants organs *Proc R Dublin Soc*, t XII, 1910, p 463

AUBERT (E ) *Recherches physiologiques sur les plantes grasses* Thèse de doctorat Paris, 1892.

BAMBERGER (M ) Die Harze, in WIESSNER, *Die Rohstoffe des Pflanzenreichs* 1900, 2e éd , t. I, p 130

BECQUEREL (P ) Germination des spores d'*Atrichum undulatum* et d'*Hypnum velutinum* *Rev Gén Bot*, t XVIII, 1906, p 49

BEIJERINCK (M -W ) 1. — Kulturversuche mit Zoochlorellen *Bot Zeitung*, 1890, p 744

2 — Photobacteria as a Reactive in the Investigation of the Chlorophyllfunction *Koningl Akad van Wetensch te Amsterdam*, 1901, p 45

BENECKE (W ) Ueber Kulturbedingungen einiger Algen. *Bot Zeitung*, 1898, t LVI, p 83.

Bernard (Cl ) *Leçons sur les phenomènes de la vie* Paris, 1878

Berthelot (D ) Les effets chimiques des rayons ultra-violets *Rev gén Sc* , 1911

Berthelot (D ) et Gaudechon *Journ Pharm et Chimie*, 1910

Bertrand (G ) Sur la preparation biochimique du sorbose *C R Acad Sc Paris*, CXXII, 1896, p 900

Blackmann (F ) and Matthaei (G ) Quantitative Study of carbon-dioxide Assimilation and Leaf-Temperature in natural Illumination *Proc R Soc B* , 1905, t LXXVI, p 404

Blackmann (F ) and Smith (M ) Experimental Research on Vegetable Assimilation and Respiration VIII A New Method for Estimating the gaseous Exchanges of submerged Plants *Proc roy Soc London*, B, 1911, t LXXXIII

Bocat (L ) Sur le pigment de l'*Oscillatoria cortiana* rouge *C R Soc biologie Paris*, t LXIV, 1908, p 101

Boehm (J ) Ueber Stärkebildung aus Zucker *Bot Zeitung*, 1883, t XLI, p 33

Bohlin (K ) Ueber die Kolhensäure-Assimilation einiger grüner Samenanlagen *Botan Stud tillagnade F R. Kjellmann Upsala*, 1906, p 102

Bokorny (Th ) 1 — *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie* Berlin, 1898

2 — Ueber die Einwirkung von Methylalkohol und andern Alkoholen auf grüne Pflanzen und Mikroorganismen *Centralbl Bakter* II, 1911, t XXX, p 53

Bonnier (G ) Recherches physiologiques sur les plantes parasites *Bull Sc Nord Fr et Belgique*, 1893, t XXVIII

Bonnier (G ) et Mangin (L ) Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne *Ann Soc Nat. Bot.*, 7e série, t III, 1886, p 5

Borodin (J ) Uber Chlorophyllkrystalle. *Bot Zeitung*, 1882, t. XL, p 608

Bottomley (W.-B ), et Jackson (H ) Observations préliminaires

sur l'assimilation de l'oxyde de carbone par les plantes vertes *Bull Soc Chim*, t. XXXII, 1904, p 492

Bouilhac (R) Influence de l'aldéhyde formique sur la végétation de quelques Algues d'eau douce *C R Acad Sc Paris*, t CXXXV, 1902, p. 1369

Bourquelot (Em). Les matières sucrees chez les Champignons *C R. Acad Sc Paris*, t CVIII, 1889, p 568 et t CXI, 1890, p 575

Boussingault (J) *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, 2e éd 1860

Bréal (E) Alimentation des végétaux par l'humus et les matières organiques *Annales agronom*, 1894, t XX, p 353

Brown (H -T) and Morris (G -H) A contribution of the Chemistry and Physiology of foliageleaves *Journ Chim Soc Trans*, 1893, t LXIII p 604

Cailletet (L) 1 — Sur l origine du carbone fixé par les végétaux à chlorophylle *C R Acad Sc Paris*, 1871, p 1476
2 — Sur l'origine du carbone assimilé par les plantes *C R Acad. Sc Paris*, t. CLII, 1911, p 1215

Cerrian de Besteiro (Me D) et Michel-Durand (M) Influence de l'éclairement sur l'absorption du glucose par les racines des plantes superieures *Rev gén Bot.*, t XXXI, 1919, p 95

Charabot (E) *Génèse des composés terpéniques dans les végétaux* Thèse Doctorat, Paris, 1900

Charabot (E) et Gatin (C L) *Le parfum chez la plante* E S 1908

Charabot (E) et Hébert (A) Recherches sur l'evolution des composés terpéniques dans les végétaux *Ann de Chim et de Phys*, 8e série, t I, 1904

Chauveaud (L -G.) Recherches embryogéniques sur l'appareil laticifère des Euphorbiacées *Ann Sc Nat. Bot*, 7e série, t XIV, 1891

Ciamician (G) et Ravenna (C) Sintessi della salicina per mezzo

della piante *Rendiconti d R Acad dei Lincei*, série 5, t XVIII, 1909, p 419 et p 594

Clautriau (G ) Etude chimique du glycogène chez les Champignons et les levures *Mém Acad roy de Belg* , 1895

Colin (H ) 1 — Le saccharose dans la Betterave, formation et disparition *Rev gén Bot* , t XXVIII, 1916, p 289 et t XXIX, 1917, p 21

2 — L'inuline chez les végétaux, génèse et transformation *Rev gén Bot* , t XXXI, 1919, p 75

Combes (R ) 1 — Rapports entre les composés hydrocarbonés et la formation de l'anthocyane *Ann Sc Nat Bot* , 9e série, t IX, 1909 p 275

2 — Recherches sur la formation des pigments anthocyaniques *C R Acad Sc Paris*, 1911, t CLIII, p 886

3 — Sur une méthode de culture des plantes superieures en milieux stériles *C R Acad Sc Paris*, t. CLIV, 1912, p 891

4 — Sur la présence, dans les feuilles et dans les fleurs ne formant pas d'anthocyane, de pigments jaunes pouvant être transformés en anthocyane. *C R Acad Sc Paris*, 1914, t CLVIII, p 272

5 — Recherches biochimiques expérimentales sur le rôle physiologique des glucosides chez les végétaux *Rev gén Bot* , t XXIX, 1917 et t XXX, 1918

Coupin (H ) Sur les plantes qui verdissent à l'obscurité *C R Acad. Sc Paris*, 1920, t CLXX, p 1071

Courchet (M ) Recherches sur les chromoleucites *Ann Sc Nat Bot* , 7e série, 1888, t VII, p 361

Czapek (F ) *Biochimie der Pflanzen*, 2e éd , 1913

Dangeard (P -A ) Phototactisme, assimilation, phénomènes de croissance. *Bull. Soc Bot Fr* , t LVII, 1910, p 315

Deherain (P -P ) *Traité de chimie agricole* Paris, 1902, Masson

DEHÉRAIN (P ) et DEMOUSSY (M ) Démonstration expérimentale de la décomposition de l'acide carbonique par les feuilles insolées *C R Acad Sc Paris*, t CXXXV, 1902, p. 274

DEHÉRAIN (P ) et MAQUENNE (L ) Sur la décomposition de l'acide carbonique par les feuilles éclairées par des lumières artificielles *Ann Sc Nat Bot*, 6e serie, 1880, t IX, p 47

DEMOUSSY (M ) 1 — Sur la végétation dans des atmosphères riches en gaz carbonique *C. R Acad Sc Paris*, t CXXXVI, 1903, p 325 et t CXXXIX, 1904, p 883

2. — Influence de la végétation de l'acide carbonique emis par le sol *C R Acad Sc Paris*, t CXXXVIII, 1904, p 291

DUCLAUX (J ) *La chimie de la matière vivante* Paris, 1910

ENGELMANN (Th -W ) 1 — Ueber Sauerstoffausscheidung in Mikrospektrum *Bot Ztg*, t XL, 1882, p 419

2 — Farbe und Assimilation *Loc cit*, t XLI, 1883, p 1

3 — Couleur et assimilation *Ann Sc Nat Bot*, 6e série, 1883, t XV, p 357.

4. — Neue methode zur Untersuchung der Sauerstoffabscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen *Bot Zeitung*, 1881, t XXXIX, p 441, 1883, p 1, 1886, p 43

5 — Recherches sur les relations quantitatives entre l'absorption de la lumière et l'assimilation *Arch néerl*, 1884, XIX, p 186

6 — Technique et critique de la methode des Bactéries *Arch néerl.*, 1886, t XXI

7 — Uber Blutfarbstoff als Mittel um den Gaswechsel von Pflanzen im Licht u im Dunkeln zu unterscheiden *Biolog Cbl*, 1888-89, t VIII, p 36

ETARD (A ) *La biochimie et les chlorophylles* Paris, 1906

EVEREST (A -E ) The production of Anthocyanins and Anthocyanidins *Proc Roy Soc London*, B, t XC, 1918, p 251

FAMINTZINE Decomposition de l'acide carbonique par les plantes

exposées à la lumière artificielle et de l'influence de l'intensité de la lumière sur la décomposition de l'acide carbonique par les plantes *Ann Soc Nat. Bot*, 6e série, 1880, t IX

FRIEDEL (J) *L'assimilation chlorophyllienne aux pressions inférieures a la pression atmosphérique* Thèse Doctorat Paris, 1902

FUNARO (A) Studien über die Bildung der fetten Oele und über die Reifung der Oliven *Landw Versuchsstat*, t XXV, 1880, p 52.

GARREAU *Ann Sc Nat Bot*, 3e série, t XV, 1850, p 5 et t XVI, 1851, p. 271.

GATIN-GRUZEWSKA (Z) Sur la composition du grain d'amidon. *C R Acad Sc Paris* t CXLVI, 1907, p 540

GERBER (C) Recherches sur la formation des réserves oléagineuses des graines et des fruits *C R Ac Sc Paris*, t CXXV, 1897, p 732

GIRARD (A) Recherches sur le développement de la Betterave a sucre, *Ann Inst Agronom*, t X, 1886

GODLEWSKI (E) Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft *Arbeiten der bot Instituts in Würzburg*, 1873, t I, p 343

GOLDFLUS (Mlle M) Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne à travers le liège *Rev gén Bot*, t XIII, 1901, p 49

GORIS (A) 1. — *Recherches microchimiques sur quelques glucosides et quelques tannins végétaux* Thèse, Paris, 1903

2 — *Localisation et rôle des alcaloïdes et des glucosides chez les végétaux* Paris 1914

3 — Sur les constituants des essences de primevère *Bull. Soc Chimie biolog*, 1919, t, I, 163

GRAFE (V) 1 — Studien über das Anthocyan I, II u III Mitth *Sitzber d Kais Akad d Wiss in Wien*, 1906, 1909, 1911

2. — Gummisubstanzen, Hemizellulosen, Pflanzenschleime,

Pektinstoffe, Huminsubstanz, in ABDERHALDEN *Biochim. Handlexikon*, 1911, t II

GRIFFON (Ed ) L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes *Ann. Sc Nat Bot*, 8e série, 1889, t II.

2 — L'assimilation chlorophyllienne dans la lumière solaire qui a traversé les feuilles *Rev gén Bot*, 1901, t XII

GRUZEWSKA (Mme Z ) Contribution à l'étude de la laminarine *C R Acad Sc Paris*, 1920, t CLXX, p. 521

HARTWICH (C ) et UHLMANN (W ) Beobachtungen über den Nachweis der fetten Oele und seine Bildung, besonders in der Olive *Arch Pharm*, t CCXL, 1902, p 471

2 — Ueber den Nachweis fetter Oele durch mikrochemische Verseifung *Arch f. Pharm*, 1903, t CCXLI, p 111.

HARZ (C ) Ueber die Entstehung der fetten Oeles in der Oliven. *Sitz ber d K Akad d Wiss Wien*, t LXI, 1870, p 930.

HOPPE-SEILER (F ) Einfacher Versuch zur Demonstration der Sauerstoffausscheidung durch Pflanzen im Sonnenlichte *Zeitschr f physiol. Chemie*, 1878-78, t II, p 425.

INGENHOUSZ *Recherches sur les plantes*, 1779

IWANOW (S ) Ueber den Stoffwechsel beim reifen ölhaltiger Samen mit besonderer Berücksichtigung der Oelbildungsprozesse *Beih bot Centralbl*, t XXVIII, 1912, p 159

JÖRGENSEN (L ) and KIDD (F ) Some Photochemical Experiments with Pure Chlorophylle and their Bearing on Theorie of Carbon Assimilation *Proc. Roy Soc London*. B, t LXXXIX, 1917, p 342

JOST (L ) *Vorlesungen über Pflanzen physiologie* 2e ed , Jena, 1908

KNIEP (H ) *Photosynthese* in Handwörterbuch der naturwissenschaften. Jena, 1912

KNIEP (H.) et MINDER (F ), Ueber die Einfluss verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation *Zeitschr f Bot*, t I, 1909, p 630,

KNUDSON (L.) 1 — Influence of certain carbohydrates on green plants *Cornell Univers Agricult exper Stat*, Ithaca, 1916, Mem 9

2 — The toxicity of galactose and mannose for green plants and the antagonistic action of other sugars toward these *Amer Journ Bot*, t IV, 1917, p, 430

KOHL (F.-G.) Die assimilatorische Energie der blauen und violetten Strahlen des Spektrums *Ber d deuts bot Gesellch*, t XV, 1897, p 111

KORSAKOFF (M.) Recherches biochimiques sur les Saponines. *Rev gén Bot*, t XXVI, 1914, p 225

KOVESSI (F.) Recherches biologiques sur l'aoutement des sarments de la Vigne. *Rev gen Bot*, t XIII, 1911, p 193

KRASCHENINNIKOFF (Th.) La plante verte absorbe-t-elle l'oxyde de carbone? *Rev gén Bot*, t XXI, 1909, p 177

KRAUS *Zur Kentniss der Chlorophyllfarbstoffe* Stuttgart, 1872.

KYLIN (H.) 1 — Ueber Phykoerythrin und Phykocyan bei *Ceramium rubrum Hoppe Seylers Zeitschr. f physiol Chemie* 1910, t LXIX, p 169

2 — Ueber die roten und blauen Farbstoffe der Algen, *Zeitschr f physiol Chemie*, t LXXVI, 1912, p 396

3 — Ueber die Farben der Florideen und Cyanophyceen. *Svensk bot Tidskr*, t VI, 1912, p 534

LABORDE (J.) Recherches physiologiques sur une moisissure nouvelle, *Eurotiopsis Gayoni* Thèse Doct Paris, 1896

LANGLEY La distribution de l'energie dans le spectre normal. *Ann Chim et Phys.*, 5e serie, t XXV, 1882, p. 212

LAPICQUE (L.) Variations saisonnières dans la composition chimique des Algues marines *C R Acad Sc Paris*, t CLXIX, 1919, p 1426

LAURENT (Em.) Recherches expérimentales sur la formation d'amidon dans les plantes aux dépens de substances organiques *Soc roy bot Belgique*, 1887, Bull 26, pp 243 270.

LAURENT (J ) Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques *Rev gén Bot*, 1904, t XVI, p 14

LECLERC DU SABLON 1 — Sur les réserves oléagineuses de la Noix. *Rev gén Bot*, t IX, 1897, p 313

2 — Recherches sur les réserves hydrocarbonées des bulbes et des tubercules *Rev gen Bot*, t X, 1898

3 — Recherches physiologiques sur les matières de réserve des arbres *Rev gén Bot*, 1904, t XVI et 1906, t XVIII

4 — *Traite de physiologie végétale et agricole* Paris, 1911.

LECOMTE (H ) Contribution à l'étude du liber des Angiospermes. *Ann Sc Nat Bot*, 7e serie, t X, 1889

LINDET (L.) Sur le pouvoir electif des cellules végétales vis à vis du dextrose et du lévulose *C R Acad Sc. Paris*, 1911, t CLII, p. 775

LUBIMENKO (W ) 1 — Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien *Rev gén Bot*, 1905, t XVII

2 — Influence de l'absorption des sucres sur les phénomènes de la germination des plantules *C R Acad Sc Paris*, 1906, t CXLIII, p 130

3 — Action directe de la lumière sur la transformation des sucres absorbés par les plantules de *Pinus Pinea C R Acad Sc Paris*, 1906, t CXLIII, p 516

4 — Influence de la lumière sur le développement des fruits d'*Acer pseudoplatanus Rev gén Bot*, t XVIII, 1906

5 — Influence de la lumière sur l'assimilation des réserves organiques des graines et des bulbes par les plantules, au cours de leur germination *C R Ac Sc Paris*, 13 mai 1907

6 — La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne *Rev gén Bot*, t XX, 1908, p 162

6 — Influence de la lumière sur le développement des graines chez les végétaux supérieurs *Rev gén. Bot*, t XXII, 1910, p 145

De Luca (J) Recherches sur la formation de la matière grasse dans les olives *C R Acad Sc*, t LIII, 1861, p 380 t LV, 1862, pp 470 et 506, t LVII, 1863, p 520

Mangin (L) 1 — Sur le rôle des stomates dans l'entrée ou la sortie des gaz *C R Acad Sc Paris*, t CV, 1887, p 879

2 — Observations sur la présence de la callose chez les Phanérogames *Bull Soc Bot Fr*, 1892, p 260

3 — Propriétés et réactions des composés pectiques *Journ de Bot*, 1891, t V, 1892, t VI, 1893, t VII

Maquenne (L) 1 — Sur l'accumulation du sucre dans les racines de betterave. *C R Acad Sc Paris*, t CXXI, 1895, p 834

2. — Rôle de l'osmose dans la végétation et l'accumulation du sucre *Ann Agron*, 1896, t XXII, p 19

3 — *Les sucres et principaux dérivés* Paris, Carré et Naud, 1900

4 — Sur les propriétés de l'amidon pur *C R Acad Sc Paris*, t CXLVI, 1907, p 317

5 — A propos d'une communication récente de M Cailletet. *C R Acad Sc Paris*, t CLII, 1911, p 1818

Maquenne (L) et Demoussy (E) *Nouvelles recherches sur les échanges gazeux des plantes vertes avec l'atmosphère* Paris, Gauthier-Villars, 1913

Marchlewski (L) *Die Chemie der Chlorophylle* Braunschweig, 1909

Matruchot (L) et Molliard (M) Sur la culture pure du *Phytophthora infestans Bull. Soc Mycol*, t XVI, 1900

Mazé (P) *Evolution du carbone et de l'azote chez les végétaux* Coll *Scientia*, Paris

Mazé et Perrier Recherches sur l'assimilation de quelques

substances ternaires par les végétaux à chlorophylle *Ann Inst Pasteur*, 1904, t XVIII, p 721

MER Des variations qu'eprouve la réserve amylacée des arbres *Bull Soc Bot Fr*, t LV, 1898

MESNARD (E) 1 — Recherches sur le mode de production de parfum dans les fleurs *C R Acad Sc Paris*, 1892, t CXV, p 892

2 — Recherches sur la formation des huiles grasses et des huiles essentielles dans les végétaux *Ann Sc. Nat* t. XVIII, 1894, p 257

MEYER (A) Bildung der Starkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit und Glycerin *Bot Zeitung*, 1886, t XLIV, p 81

MICHEL-DURAND (Em) Variations des substances hydrocarbonées dans les feuilles Thèse, Paris, 1917

MIKOSCH Die Kautschukgruppe In WIESNER *Die Rohstoffe des Pflanzenreichs*, 1900, 2e edit, t I, p 356

MOLISCH (H) 1 — Die Ernährung der Algen *Sitzungsber d Kais Akad d. Wiss in Wien*, 1895, t CIV

2 — Die Kristallisation und der Nachweis des Xanthophylls (Carotins) im Blatte *Ber d deutsch bot Ges*, 1896, p 27.

3 — *Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen* Jena, 1901

4 — *Die Purpurbakterien nach neuen Untersuchungen* Jena, 1907

5. — *Mikrochemie der Pflanzen* Jena, 1913.

MOLLIARD (M) 1 — Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs *Rev gén Bot*, 1907, t XIX, p 241

2 — L'humus est-il une source directe de carbone pour les plantes vertes supérieures? *C R Acad Sc Paris*, 1912, t. CLIV, p 291

NAGEL (W ) Ueber flüssige Strahlenfilter *Biolog Cbl* , t XVIII, 1898, p 649

OVERTON (E ) Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von roten Zellsaft bei Pflanzen *Jahrb f wiss Bot* , 1899, t XXXIII, p 223

PALLADINE (W ) 1 — *Physiologie des Plantes* Trad Kaisakoff, Paris, 1902

2 — Die Verbreitung der Atmungschromogene bei den Pflanzen. *Ber d deutsch bot Ges* , t XXVI, *a*, 1908, p 378

PELLETIER et CAVENTOU *Journ. Pharm* , t III 1817, p 486

PERKIN (A -G ) a PHIPPS (S ) Notes on some natural colouring Matters *J Chem Soc* , 1904, t LXXXV, p 56

PERRIN (G ) Recherches sur les prothalles de Polypodiacées Thèse, Paris, 1908

PFEFFER (W ) — 1 Die Wirkung farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensäure in Pflanzen *Arb. d bot Inst Würzburg*, t I, 1871, p 1

2. — *Physiologie vegetale* Traduction Friedel, Paris, 1906

POLLACCI (G ) Sulla scoperta dell' aldeide formica nelle piante. *Atti R Acad Lincei*, t XVI, 1906, p 199

PORTHEIM (L ) u SCHOLL (E ) Untersuchungen über die Bildung und den Chemismus von Anthocyanen *Ber d deutsch bot Ges* , 1908, t XXVI, p 480

PRIESTLEY *Philosoph. Trans* , 1772.

PRILLIEUX De l'influence qu'exerce l'intensité de la lumière colorée sur la quantité de gaz que dégagent les plantes submergées *Ann Sc Nat Bot* , 5e Sie, t X, 1869, p 305.

PRINGSHEIM (N ) 1 — Untersuchungen über das Chlorophyll *Monatsber d R Akad d Wiss zu Berlin*, 1874 et 1875

2. — Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze *Jahrb f wiss Bot* , 1879-81, t XII, p 295.

RAULIN Etudes chimiques sur la végétation *Ann Sc Nat Bot*, 5e sie, t XI, 1869

RAVIN (P) Nutrition carbonee des plantes a l'aide des acides organiques libres et combines *Ann Sc Nat Bot*, Sie 9, 1913, t XVIII, p 289

REINITZER (F) Bemerkungen zur Physiologie der Gerbstoffs. *Ber d deutsch bot Ges*, 1889, t VII, p 187

REINKE (J) Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen 2 Mitteil *Bot Zgt*, t XLII, 1884, p 1

RICHTER (A) Etude sur la photosynthèse et sur l'absorption par la feuille verte des rayons de differentes longueurs d'onde *Rev gen Bot*, t XIV, 1902, p 151

RICHTER (O) Die Ernahrung der Algen *Intern Rev d Ges Hydrobiol u Hydrogr*, 1911, t II

RUSSELL (M -W) Sur le rôle des glucosides chez les végetaux *Assoc fr p Avanc Sc*, 1905, p 461

SACHS (J) Die Pflanze und das Auge als verschiedene Reagenten für das Licht *Würzb Arbeiten*, t I, 1872, p 276

SANIO (C.) Einige Bemerkungen über den Gerbstoff und seine Verbreitung bei den Holzpflanzen *Bot Zeitung*, 1863, p 17

SAUSSURE (Th DE) *Recherches chimiques sur la végétation* Paris, 1804

SCHLOESING (Th) FILS Sur les échanges d'acide carbonique et d'oxygène entre les plantes et l'atmosphère *Ann Inst. Pasteur*, 1893, t VII, p 28

SCHRYVER (S -B) The photochemical Formation of Formaldehyde in Green Plants *Proc roy. Soc. London*, B, t LXXXII, 1910, p 226

SCURTI (F) et FORNAINI (M) Sulla formazione del grasso nei frutti oleaginosi *Ann dell. R Staz Chim agr sperim. di Roma*, t V, 1911, p 223

Scurti (F ) et Tommasi (G ) Sulla formazione del grasso nei frutti oleaginosi, *Ann dell R Staz Chim agr sperim di Roma*, t IV, 1910, p 253 et t. V, 1911, p 103

Senebier 1 — Mémoires physico-chimiques sur l influence de la lumière solaire, 1772

2 — Physiologie végétale, 1800

Servettaz (C ) Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des Mousses en milieux stérilisés *Ann. Sc Nat Bot*, s^ie 9, 1913, t XVII, p 111

Stahl (E ) Laubfarbe und Himmelslicht *Naturw Wochenschrift*, t V, 1906

Tammes (T ) Ueber die Verbreitung des Carotins, im Pflanzenreiche *Flora*, 1900, p 218

Tanret (C ) Sur l'ergosterine et la fongistérine. *C R Acad de Paris*, t CXLVII, 1908, p 75

Teodoresco (Em -C ) Sur la présence d'une phycoérythrine dans le *Nostoc commune Rev gen Bot*, t XXXII, 1920, p 145

Teodoresco (E -C ) et Coupin (H ) Influence des anesthésiques sur la formation de la chlorophylle *C R Acad Sc Paris*, t CXXVII, 1898

Terroine (Em.-F ) Etat actuel de nos connaissances sur la formation des graisses *Ann Sc Nat Bot*, 10^e S^ie, t. II, 1920, p 1

Thouvenin (M ) De l'influence des courants électriques continus sur la décomposition de l'acide carbonique chez les végétaux aquatiques *Rev gén Bot*, t VIII, 1896, p 433

Timiriazeff (C ) 1. — Recherches sur la décomposition de l'acide carbonique dans le spectre solaire par les parties vertes des végétaux *Ann Chim et Phys*, s^ie V, t XII, 1877, p 355.

2 — Etat actuel de nos connaissances sur la fonction

chlorophyllienne *Ann Sc Nat. Bot*, 8e sie, t II, 1885, p 99

3 — *Vorlesungen und Reden* Moscou, 1886.

4 — Recherches sur la décomposition de l'acide carbonique dans le spectre solaire par les parties vertes des végétaux *Ann de Chim et Phys*, 8e Sie, t XII, 1887

5 — Enregistrement photographique de la fonction chlorophyllienne par la plante vivante *C R Acad. Sc* Paris, t. CX, 1890, p 1346

Tswett (M) 1 — Spektralanalytische Untersuchungen über die Chlorophylline *Rev d deutsch bot. Ges*, 1907, p 137

2 — Ueber den makro- und mikrochemischen Nachweis des Carotins *Rev d. deutsch bot Ges.*, 1911, t XXIX, p 630

Usher (F -L) a Priestley (J -H) A study of the Mechanism of Carbon Assimilation in Green Plants I *Proc Roy. Soc London* B, t LXXVII, 1906, p 369, II, t LXXVIII, 1906, p 318, III, t LXXXIV, 1912, p 101.

Vintilesco *Recherches biochimiques sur quelques sucres et glucosides* Thèse, Paris, 1910.

Waage (W). 1 — Ueber das Vorkommen und die Rolle des Phloroglucins in der Pflanze *Ber. d deutsch. bot Ges*, t VIII, 1890, p 250

2 — Ueber das Vorkommen saponinartiger Stoffe im Pflanzenreiche *Pharm Zentralbl*, 1892, t XXXIII, p 657

Weevers (Th) 1 — Investigations of glucosides in connection with the internal mutations of plants *Proc Koninkl. Akad. van Wet te Amsterdam*, 1902, p 295

2 — Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside *Jahrb f wiss Bot*, t XXXIX, 1904, p 229.

3 — The physiological significance of certain glucosides. *Proc Koninkl Akad van Wet te Amsterdam*, 1909, p. 193.

4 — Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside. *Rec Trav bot neerl*, t VII, 1910, p 1-62

WHEELER (H -J ) et TOLLENS (B ) Ueber die Xylose oder den Holzzucker, eine zweite Pentose *Annalen*, t CCLIV, 1889, p 304

WHELDALE (M ) 1 — On the formation of anthocyanin *Journ genetics*, 1911, t 1, p 133

2 — *The Anthocyanin Pigments of Plants* Cambridge, 1916.

3 — *Practical Plant Biochemistry* Cambridge Univers Press, 1920

WIESSNER (J ) 1 — *Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze* Wien, 1877.

2 — *Der Lichtgenuss der Pflanze* Leipzig, 1907

WILLSTÆTTER (R ) 1 — Chlorophyll und seine wichtige Abbauprodukte *Handb d. biochem Arbeitsmethoden*, 1910, t II, p 688

2 — *Chlorophyll*, in Abderhalden Biochem Handlexikon, 1911, t VI, p 1

3 — Zur Kenntniss der Zusammensetzung des Chlorophylls *Liebigs Ann d Chemie*, t CCCL, p 57

WILLSTÆTTER (R ) u STOLL (A ). *Untersuchungen über Chlorophyll Methoden und Ergebnisse* Berlin, 1913

WILLSTÆTTER (R ) u. ZECHMEISTER (L ) Untersuchungen über Anthocyane *Liebigs Ann Chem*, 1916, t 412, p 113

WILSON Calcium hypochlorite as a seed sterilizer *Amer Journ bot*, 1915, t. II, p 420

WINOGRADSKY (S ) Sur les organismes de la nitrification *Ann Inst. Pasteur*, t. IV et V, 1890-91

WURMSER (R ) Action sur la chlorophylle des radiations de différentes longueurs d onde *C R Acad Sc Paris*, t CLXX, 1920, p 1610

# TABLE DES MATIÈRES


Pages

INTRODUCTION.. 5

CHAPITRE PREMIER — **Les sucres, constitution et localisation** 9

*Définition et caractères généraux* 9

A — Alcools polyatomiques 12

B — Monosaccharides 16

*a* Pentoses 21

*b* Hexoses 22

C — Polysaccharides 25

1 *Disaccharides* 26

2 *Trisaccharides* 30

3 *Tétrasaccharides* 31

4 *Polysaccharides complexes* 32

*a* Amidon 32

*b* Inuline 42

*c* Dextrines 44

*d* Celluloses 46

*e* Divers autres polysaccharides complexes (gommes, mucilages, composés pectiques) 50

CHAPITRE II — **La fonction chlorophyllienne** 60

A — Échanges gazeux chlorophylliens 63

1 *Historique* 63

Pages

2 *Mise en evidence* 68
3 *Mesure des echanges gazeux* 75
*a* Méthodes employées pour les plantes aquatiques 76
*b* Méthodes employées pour les plantes aériennes 80
4 *Séparation des echanges gazeux chlorophylliens et respiratoires* 87
5 *Intensité des échanges gazeux chlorophylliens* 96
6 *Valeur du rapport des gaz échanges* 97
7 *Possibilité d'échanges gazeux autres que ceux du gaz carbonique et de l'oxygène* 103

B — LA CHLOROPHYLLE 104
1 *Extraction Xanthophylles et carotines* . 107
2 *Chlorophylles proprement dites* 112
*a* Composition chimique, dérivés 115
*b* Propriétés optiques, spectre d'absorption 119
3 *Conditions de formation de la chlorophylle*, 124
*a* Action de la lumière . 124
*b* Action de la température 127
*c* Actions chimiques 128
*d* Action des anesthésiques 131
4 *Destruction de la chlorophylle* . 133

C — FACTEURS EXTÉRIEURS INTERVENANT DANS L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE 137
1 *Action de la lumière* 137
*a* Variations de l'assimilation chlorophyllienne avec l'éclairement 138
*b* Radiations efficaces 142
2 *Action de la température* 160
3 *Action du courant électrique* . . . 163

Page

4 *Influence de la pression du gaz carbonique* 164
5 *Action des facteurs précédents combinés* 165
6 *Action de la pression de l'air* 166
7. *Action de la teneur en sels du milieu extérieur* 168
8 *Action des anesthésiques et des poisons* 169
9 *Action lointaine des conditions extérieures* 170

D — Facteurs internes intervenant dans l'assimilation chlorophyllienne 172

1 *Transparence des tissus* 172
2 *Stomates* 174
3 *Quantité de chlorophylle* 178
4 *Acides organiques* 180
5 *Pigments anthocyaniques* 182
6 *Pigments des Algues* 186

E — Produits résultant de l'assimilation du gaz carbonique 198

F — Mécanisme chimique de la formation des sucres 211

G — Rôle de la chlorophylle 216

H — Assimilation chimiosynthétique du gaz carbonique 226

CHAPITRE III — **Les réserves sucrées** 229

1 *Sève élaborée, liber* 229
2 *Notion de réserve* 236
3 *Formation des réserves de sucre dans le tubercule de la Betterave* 238
4 *Formation des réserves d'inuline dans le tubercule de Topinambour* 242
5 *Autres exemples de tubercules* 240
6. *Bulbes* 251

Pages

7 *Organes végétatifs de réserve moins différenciés.* 254
8 *Graines* 261
9 *Fruits* 264
10 *Réserves spéciales* 266

CHAPITRE IV — **Glucosides, tannins, acides organiques** 268

A — GLUCOSIDES 268
1. *Glucosides d'alcools* 269
2 *Glucosides de phénols* 271
3 *Glucosides d'aldéhydes* 273
4 *Glucosides d'acides* 273
5 *Glucosides dérivés de la coumarine* 273
6 *Glucosides dérivés de l'oxyanthraquinone* 275
7 *Glucosides flavoniques* 276
8 *Glucosides anthocyaniques* 278
9 *Glucosides de la digitale* 282
10 *Saponines* 283
11 *Rôle physiologique des glucosides* 284

B — TANNINS 289
*Signification physiologique* 294

C — ACIDES ORGANIQUES 294

CHAPITRE V — **Corps gras, lipoïdes, cires** 300

A — CORPS GRAS 300
1 *Caractères généraux* 300
2 *Composition chimique* 303
3 *Etat naturel, localisation* 307
4 *Formation des réserves grasses dans les graines* 309
5 *Formation des substances grasses dans les fruits* 315

Pages

6 *Formation des substances grasses dans d'autres organes* . 317

B — Lipoïdes 321

C — Cires . 323

CHAPITRE VI — **Essences, résines, latex** 327

A. — Essences . . 327

1 *Caractères généraux, composition chimique* 327

2. *Localisation* 329

3 *Formation, rôle physiologique* 333

B — Résines 337

C — Latex 339

CHAPITRE VII — **Nutrition carbonée organique des végétaux dépourvus de chlorophylle** 345

A — Historique de la question des générations spontanées 347

B — Méthodes générales de culture des microorganismes . 354

1 *Stérilisation des vases et des milieux de culture* 355

2. *Ensemencement des milieux de culture* 361

3 *Séparation des espèces* 362

4 *Milieux électifs* 364

C — Nutrition carbonée organique des Bactéries et des Champignons 366

D — Nutrition carbonée organique des plantes vasculaires non chlorophylliennes 370

CHAPITRE VIII — **Nutrition carbonée organique des plantes vertes** 375

Historique . . . . 275

Pages

A. — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES PHANÉROGAMES 378

1 *Culture aseptique des végétaux supérieurs* 380
2 *Utilisation des sucres* 384
3 *Action de la lumière.* . . 394
4 *Utilisation des glucosides* . 398
5 *Utilisation des acides organiques* . 400
6 *Utilisation des alcools* . 402

B — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES ET DES MOUSSES 403

C — NUTRITION CARBONÉE ORGANIQUE DES ALGUES VERTES . . 404

D — UTILISATION DE L'HUMUS PAR LES VÉGÉTAUX CHLOROPHYLLIENS . . 408

E — PLANTES VERTES PARASITES ET SAPROPHYTES 411

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 417

GASTON DOIN, ÉDITEUR, 8, PLACE DE L'ODÉON, PARIS, 6e

# CYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

**Publiée sous la direction du Dr TOULOUSE**

Nous avons entrepris la publication, sous la direction générale de son fondateur, le Dr Toulouse, Directeur de laboratoire à l'Ecole des Hautes-Etudes, d'une ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE de langue française dont on mesurera l'importance à ce fait qu'elle est divisée en 40 sections ou Bibliothèques et qu'elle comprendra environ 1000 volumes Elle se propose de rivaliser avec les grandes encyclopédies étrangères et même de les dépasser, tout à la fois par le caractère nettement scientifique et la clarté de ses exposés, par l'ordre logique de ses divisions et par son unité, enfin par ses vastes dimensions et sa forme pratique ».

## I

### PLAN GÉNERAL DE L'ENCYCLOPÉDIE

**Mode de publication** — L'*Encyclopédie* se composera de monographies scientifiques, classées méthodiquement et formant dans leur enchaînement un exposé de toute la science. Organisée sur un plan systématique, cette Encyclopédie, tout en évitant les inconvénients des Traites massifs, — d'un prix global elevé, difficiles à consulter, — et les inconvénients des Dictionnaires, — où les articles scindés irrationnellement, simples chapitres alphabétiques, sont toujours nécessairement incomplets, — réunira les avantages des uns et des autres.

Du Traité, l'*Encyclopédie* gardera la supériorité que pos-

sède un ensemble complet, bien divisé et fournissant sur chaque science tous les enseignements et tous les renseignements qu'on en reclame Du Dictionnaire, l'*Encyclopédie* gardera les facilites de recherches par le moyen d'une table generale, l'*Index de l'Encyclopédie*, qui paraîtra dès la publication d'un certain nombre de volumes et sera réimprime periodiquement L'*Index* renverra le lecteur aux différents volumes et aux pages où se trouvent traités les divers points d'une question

Les éditions successives de chaque volume permettront de suivre toujours de près les progrès de la science Et c'est par là que s'affirme la supériorite de ce mode de publication sur tout autre Alors que, sous sa masse compacte, un traité, un dictionnaire ne peut être réédite et renouvelé que dans sa totalité et qu'à d'assez longs intervalles, inconvénients graves qu'atténuent mal des suppléments et des appendices, l'*Encyclopédie scientifique*, au contraire, pourra toujours rajeunir les parties qui ne seraient plus au courant des derniers travaux importants Il est évident, par exemple, que si des livres d'algebre ou d'acoustique physique peuvent garder leur valeur pendant de nombreuses années, les ouvrages exposant les sciences en formation, comme la chimie physique, la psychologie ou les technologies industrielles, doivent nécessairement être remaniés à des intervalles plus courts

Le lecteur appréciera la souplesse de publication de cette *Encyclopédie*, toujours vivante, qui s'élargira au fur et à mesure des besoins dans le large cadre tracé dès le début, mais qui constituera toujours, dans son ensemble, un traité complet de la science, dans chacune de ses sections un traité complet d'une science et dans chacun de ses livres une monographie complète Il pourra ainsi n'acheter que telle ou telle section de l'*Encyclopédie*, sûr de n'avoir pas des parties dépareillées d'un tout

L'*Encyclopédie* demandera plusieurs années pour être achevée, car pour avoir des expositions bien faites, elle a pris ses collaborateurs plutôt parmi les savants que parmi les professionnels de la rédaction scientifique que l'on retrouve généralement dans les œuvres similaires Or les savants écrivent peu et lentement et il est préférable de laisser temporaire

ment sans attribution certains ouvrages plutôt que de les confier à des auteurs insuffisants_ ais cette lenteur et ces vides ne présenteront pas d'inconvénients, puisque chaque livre est une œuvre indépendante et que tous les volumes publies sont à tout moment réunis par l'*Index de l'Encyclopédie* On peut donc encore considerer l'Encyclopédie comme une librairie, où les livres soigneusement choisis, au lieu de représenter le hasard d une production individuelle, obéiraient à un plan arrête d'avance, de manière qu'il n'y ait ni lacune dans les parties ingrates, ni double emploi dans les parties tres cultivées

**Caractère scientifique des ouvrages** — Actuellement, les livres de science se divisent en deux classes bien distinctes les livres destinés aux savants specialisés, le plus souvent incompréhensibles pour tous les autres, faute de rappeler au debut des chapitres les connaissances nécessaires, et surtout faute de definir les nombreux termes techniques incessamment forgés, ces derniers rendant un mémoire d'une science particulièrement inintelligible à un savant qui en a abandonné l'étude durant quelques années ; et ensuite les livres écrits pour le grand public qui sont sans profit pour des savants et même pour des personnes d'une certaine culture intellectuelle

L'*Encyclopedie scientifique* a l'ambition de s'adresser au public le plus large Le savant spécialisé est assuré de rencontrer dans les volumes de sa partie une mise au point très exacte de l'état actuel des questions , car chaque bibliothèque, par ses techniques et ses monographies, est d'abord faite avec le plus grand soin pour servir d'instrument d'études et de recherches à ceux qui cultivent la science particulière qu'elle représente, et sa devise pourrait être · *Par les savants, pour les savants* Quelques-uns de ces livres seront même, par leur caractère didactique, destinés à devenir des ouvrages classiques et à servir aux études de l'enseignement secondaire ou supérieur Mais, d'autre part, le lecteur non spécialisé est certain de trouver, toutes les fois que cela sera necessaire, au seuil de la section, — dans un ou plusieurs volumes de généralités, — et au seuil du volume, — dans un chapitre particulier, — des don-

nées qui formeront une véritable introduction le mettant à même de poursuivre avec profit sa lecture Un vocabulaire technique, placé, quand il y aura lieu, à la fin du volume, lui permettra de connaître toujours le sens des mots spéciaux

## II

### ORGANISATION SCIENTIFIQUE

Par son organisation scientifique, l'*Encyclopédie* paraît devoir offrir aux lecteurs les meilleures garanties de compétence Elle est divisée en sections ou bibliothèques, à la tête desquelles sont placés des savants professionnels specialisés dans chaque ordre de sciences et en pleine force de production, qui, d'accord avec le Directeur général, établissent les divisions des matières, choisissent les collaborateurs et acceptent les manuscrits Le même esprit se manifestera partout, eclectisme et respect de toutes les opinions logiques, subordination des théories aux données de l'expérience, soumission à une discipline rationnelle stricte ainsi qu'aux règles d'une exposition méthodique et claire De la sorte, le lecteur, qui aura été intéressé par les ouvrages d'une section dont il sera l'abonné régulier, sera amené à consulter avec confiance les livres des autres sections dont il aura besoin, puisqu'il sera assuré de trouver partout la même pensée et les mêmes garanties Actuellement, en effet, il est, hors de sa spécialité, sans moyen pratique de juger de la competence réelle des auteurs

Pour mieux apprécier les tendances variées du travail scientifique adapte a des fins spéciales, l'*Encyclopedie* a sollicite, pour la direction de chaque Bibliothèque, le concours d'un savant place dans le centre même des etudes du ressort Elle a pu ainsi réunir des représentants des principaux corps savants établissements d'enseignement et de recherches de langue française :

*Institut*
*Académie de Médecine*
*Collège de France,*
*Muséum d'Histoire naturelle*
*Ecole des Hautes-Etudes*
*Sorbonne et Ecole normale*

*Facultés des Sciences*
*Facultés des Lettres*
*Facultés de Médecine*
*Institut Pasteur*
*Ecole des Ponts et Chaussées*
*Ecole des Mines*
*Ecole Polytechnique.*
*Conservatoire des Arts et Metiers*
*Ecole d'Anthropologie*
*Institut National agronomique*
*Ecole vétérinaire d'Alfort*
*Ecole supérieure d'électricité*
*Ecole de Chimie industrielle de Lyon*
*Ecole des Beaux-Arts.*
*Ecole des Sciences politiques*
*Observatoire de Paris.*
*Hôpitaux de Paris*

## III

### BUT DE L'ENCYCLOPEDIE

Au XVIII^e^ siècle, « l'Encyclopédie » a marqué un magnifique mouvement de la pensée vers la critique rationnelle. A cette époque, une telle manifestation devait avoir un caractère philosophique. Aujourd'hui l'heure est venue de renouveler ce grand effort de critique, mais dans une direction strictement scientifique, c'est là le but de la nouvelle *Encyclopédie*.

Ainsi la science pourra lutter avec la littérature pour la direction des esprits cultivés, qui, au sortir des écoles, ne demandent guère de conseils qu'aux œuvres d'imagination et à des encyclopédies où la science a une place restreinte, tout à fait hors de proportion avec son importance. Le moment est favorable à cette tentative, car les nouvelles générations sont plus instruites dans l'ordre scientifique que les précédentes. D'autre part la science est devenue, par sa complexité et par les corrélations de ses parties, une matière qu'il n'est plus possible d'exposer sans la collaboration de tous les spécialistes, unis là comme le sont les producteurs dans tous les départements de l'activité économique contemporaine.

A un autre point de vue, l'*Encyclopédie* embrassant toutes les manifestations scientifiques, servira comme tout inventaire à mettre au jour les lacunes, les champs encore en friche ou abandonnés, — ce qui expliquera la lenteur avec laquelle certaines sections se développeront, — et suscitera peut-être les travaux nécessaires. Si ce résultat est atteint, elle sera fière d'y avoir contribué.

Elle apporte en outre une classification des sciences et, par ses divisions, une tentative de mesure, une limitation de chaque domaine. Dans son ensemble, elle cherchera à refléter exactement le prodigieux effort scientifique du commencement de ce siècle et un moment de sa pensée, en sorte que dans l'avenir elle reste le document principal où l'on puisse retrouver et consulter le témoignage de cette époque intellectuelle

On peut voir aisément que l'*Encyclopédie* ainsi conçue, ainsi realisee, aura sa place dans toutes les bibliothèques publiques, universitaires et scolaires, dans les laboratoires, entre les mains des savants, des industriels et de tous les hommes instruits qui veulent se tenir au courant des progrès, dans la partie qu'ils cultivent eux-mêmes où dans tout le domaine scientifique Elle fera jurisprudence, ce qui lui dicte le devoir d'impartialité qu'elle aura à remplir.

Il n est plus possible de vivre dans la société moderne en ignorant les diverses formes de cette activité intellectuelle qui revolutionne les conditions de la vie, et l'interdépendance de la science ne permet plus aux savants de rester cantonnés, specialises dans un etroit domaine Il leur faut, — et cela leur est souvent difficile, — se mettre au courant des recherches voisines A tous l'*Encyclopédie* offre un instrument unique dont la portée scientifique et sociale ne peut échapper à personne.

## IV

### CLASSIFICATION DES MATIÈRES SCIENTIFIQUES

La division de l'*Encyclopédie* en bibliotheques a rendu necessaire l'adoption d'une classification des sciences, où se manifeste nécessairement un certain arbitraire, étant donné que les sciences se distinguent beaucoup moins par les differences de leurs objets que par les divergences des aperçus et des habitudes de notre esprit Il se produit en pratique des interpenétrations réciproques entre leurs domaines, en sorte que, si l'on donnait à chacun l'étendue à laquelle il peut se croire en droit de prétendre, il envahirait tous les territoires voisins ,

une limitation assez stricte est nécessitée par le fait même de la juxtaposition de plusieurs sciences

Le plan choisi, sans viser à constituer une synthèse philosophique des sciences, qui ne pourrait être que subjective, a tendu pourtant à échapper, dans la mesure du possible, aux habitudes traditionnelles d'esprit, particulièrement à la routine didactique, et à s'inspirer de principes rationnels

Il y a deux grandes divisions dans le plan général de l'*Encyclopédie* d'un côté les sciences pures, et, de l'autre, toutes les technologies qui correspondent à ces sciences dans la sphère des applications. A part et au début, une Bibliothèque d'application générale est consacrée à la philosophie des sciences (histoire des idées directrices, logique et méthodologie)

Les sciences pures et appliquées présentent en outre une division générale en sciences du monde inorganique et en sciences biologiques Dans ces deux grandes catégories, l'ordre est celui de particularité croissante, qui marche parallèlement à une rigueur décroissante. Dans les sciences biologiques pures enfin, un groupe de sciences s'est trouvé mis à part en tant qu'elles s'occupent moins de dégager des lois générales et abstraites que de fournir des monographies d'êtres concrets, depuis la paléontologie jusqu'à l'anthropologie et l'ethnographie

Etant donnés les principes rationnels qui ont dirigé cette classification, il n'y a pas lieu de s'étonner de voir apparaître des groupements relativement nouveaux, une biologie générale, — une physiologie et une pathologie végétales, distinctes aussi bien de la botanique que de l'agriculture, une chimie physique, etc

En revanche, des groupements hétérogènes se disloquent pour que leurs parties puissent prendre place dans les disciplines auxquelles elles doivent revenir. La géographie, par exemple, retourne à la géologie, et il y a des géographies botanique zoologique, anthropologique, économique, qui sont étudiées dans la botanique, la zoologie, l'anthropologie, les sciences économiques

Les sciences médicales, immense juxtaposition de tendances très diverses, unies par une tradition utilitaire, se desa-

grègent en des sciences ou des techniques précises, la pathologie science de lois, se distingue de la thérapeutique ou de l'hygiène, qui ne sont que les applications des données générales fournies par les sciences pures, et à ce titre mises à leur place rationnelle

Enfin il a paru bon de renoncer à l'anthropocentrisme qui exigeait une physiologie humaine, une anatomie humaine, une embryologie humaine, une psychologie humaine L'homme est intégré dans la série animale dont il est un aboutissant Et ainsi, son organisation, ses fonctions, son développement s'éclairent de toute l'évolution antérieure et préparent l'étude des formes plus complexes des groupements organiques qui sont offerts par l'étude des sociétés

On peut voir que, malgré la prédominance de la préoccupation pratique dans ce classement des Bibliothèques de l'*Encyclopédie scientifique*, le souci de situer rationnellement les sciences dans leurs rapports réciproques n'a pas été négligé Enfin il est à peine besoin d'ajouter que cet ordre n'implique nullement une hiérarchie, ni dans l'importance ni dans les difficultés des diverses sciences Certaines, qui sont placées dans la technologie, sont d'une complexité extrême, et leurs recherches peuvent figurer parmi les plus ardues

**Mode de la publication** — Les volumes, illustrés pour la plupart, seront publiés dans le format in-18 jesus et cartonnés De dimensions commodes, ils auront 400 pages environ, ce qui représente une matière suffisante pour une monographie ayant un objet défini et important, établie du reste selon l'économie du projet qui saura éviter l'émiettement des sujets d'exposition

# TABLE DES BIBLIOTHEQUES

DIRECTEUR **Dr TOULOUSE,** Directeur de Laboratoire à l'Ecole des Hautes Etudes

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL **H. PIÉRON.**

SECRÉTAIRE POUR LES SCIENCES TECHNIQUES **L. POTIN.**

DIRECTEURS DES BIBLIOTHÈQUES

| | | |
|---|---|---|
| 1 | *Philosophie des Sciences* | A. REY, professeur d'Histoire de la Philosophie dans ses rapports avec la Science à la Sorbonne |

I SCIENCES PURES

A **Sciences mathématiques**

| | | |
|---|---|---|
| 2 | *Mathématiques* | J. DRACH, chargé de cours à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris |
| 3 | *Mécanique* | J. DRACH, chargé de cours à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris |

B **Sciences inorganiques**

| | | |
|---|---|---|
| 4 | *Physique* | A. LEDUC, professeur adjoint de physique à la Sorbonne. |
| 5 | *Chimie physique* | J. PERRIN, professeur de chimie physique à la Sorbonne |
| 6 | *Chimie* | A. PICTET, professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Genève. |
| 7 | *Astronomie et Physique céleste.* | J. MASCART, professeur à l'Université, directeur de l'Observatoire de Lyon. |
| 8. | *Météorologie* | J. MASCART, professeur à l'Université, directeur de l'Observatoire de Lyon |
| 9 | *Minéralogie et Pétrographie* | A. LACROIX, secrétaire perpétuel de l'Académie des Sciences, professeur au Muséum d'Histoire naturelle |

| | | |
|---|---|---|
| 10 | *Géologie* | M Boule, professeur au Muséum d toire naturelle, directeur de l'Ins de Paléontologie humaine |
| 11 | *Océanographie physique* | J. Richard, directeur du Musée C nographique de Monaco |

## C Sciences biologiques normatives

| | | |
|---|---|---|
| 12 | *Biologie générale* | M Caullery, professeur de zoolo la Sorbonne |
| 13 | *Physique biologique* | A Imbert, professeur à la Facult Médecine de l'Université de Mon lier |
| 14 | *Chimie biologique* | G Bertrand, professeur de chimie logique à la Sorbonne, profess l'Institut Pasteur |
| 15. | *Physiologie et Patholo- gie végétales* | L Mangin, de l'Institut, directeu - Muséum d'Histoire naturelle |
| 16 | *Physiologie* . | J.-P Langlois, professeur agrégé Faculté de Médecine de Paris, d teur de la *Revue générale des Scie* |
| 17. | *Psychologie* | E Toulouse, directeur de Laborato l'Ecole des Hautes-Etudes, méd en chef de l'asile de Villejuif |
| 18 | *Sociologie* | G. Richard, professeur à la Facult Lettres de l'Université de Borde |

---

| | | | |
|---|---|---|---|
| 19 | *Microbiologie et Parasi- tologie* . | | A Calmette, professeur à la Facul Médecine de l'Université, directeu l'Institut Pasteur de Lille, et F Bi çon, professeur à la Faculté de M cine de l'Université de Paris, méd des Hôpitaux |
| 20. | *Patho- logie.* | A *Pathologie médicale* | M Klippel, médecin des Hôpitaux Paris |
| | | B. *Neurologie* | E Toulouse, directeur de Laborato l'Ecole des Hautes-Etudes, méd en chef de l'asile de Villejuif. |
| | | C. *Pathologie chirurgicale* | R Proust, professeur agrégé à la culté de Médecine de Paris, chi gien des Hôpitaux |

### D) Sciences biologiques descriptives

| | | |
|---|---|---|
| 21 | *Paléontologie* | M. Boule, professeur au Muséum d'Histoire naturelle, directeur de l'Institut de Paléontologie humaine |
| 22 | *Botanique.* A *Généralités et phanérogames.* | H. Lecomte, de l'Institut, professeur au Muséum d'Histoire naturelle |
| | *Botanique.* B *Cryptogames.* | L. Mangin, de l'Institut, directeur du Muséum d'Histoire naturelle |
| 23 | *Zoologie* | G. Houlbert, professeur de Zoologie à l'École de Médecine de Rennes |
| 24. | *Anatomie et Embryologie* | G. Houlbert, professeur de Zoologie à l'École de Médecine de Rennes |
| 25. | *Anthropologie et Ethnographie* | G. Papillault, directeur-adjoint du Laboratoire d'Anthropologie à l'École des Hautes Études, professeur à l'École d'Anthropologie |
| 26 | *Économie politique* | G. Renard, professeur d'Histoire du Travail au Collège de France |

---

## II. Sciences appliquées

### A. Sciences mathématiques

| | | |
|---|---|---|
| 27. | *Mathématiques appliquées* | M. d'Ocagne, professeur à l'École Polytechnique et à l'École des Ponts et Chaussées |
| 28 | *Mécanique appliquée et génie* | M. d'Ocagne, professeur à l'École Polytechnique et à l'École des Ponts et Chaussées |

### B. Sciences inorganiques

| | | |
|---|---|---|
| 29. | *Industries physiques* | H. Chaumat, professeur au Conservatoire des Arts et Métiers, sous-directeur de l'École supérieure d'Électricité de Paris |
| 30. | *Photographie* | A. Seyewetz, sous-directeur de l'École de Chimie industrielle de Lyon |
| 31. | *Industries chimiques* | J. Derôme, inspecteur général de l'Instruction publique, inspecteur des Établissements classés |

| | | |
|---|---|---|
| 32 | *Geologie et minéralogie appliquees* | L (illegible), professeur au Coll France et à l'Institut national nomique |
| 33 | *Construction* | A Mesnager, professeur au Con toire des Arts et Metiers et des Ponts et Chaussees |

## C Sciences biologiques

| | | | |
|---|---|---|---|
| 34 | *Industries biologiques* | | G Bertrand, professeur de chimi logique a la Sorbonne, profes l'Institut Pasteur |
| 35 | *Botanique appliquée et agriculture* | A *Phanerogames* | H Lecomte, de l'Institut, profes Muséum d'Histoire naturelle |
| | | B *Cryptogames* | L Mangin, de l'Institut, directe Museum d'Histoire naturelle |
| 36 | *Zoologie appliquee* | | J Pellegrin, assistant au Mu d Histoire naturelle |
| 37 | *Therapeutique generale et pharmacologie* | | G Pouchet, membre de l'Acade médecine, professeur a la F de Médecine de l'Universite de |
| 38 | *Hygiène et médecine publiques* | | A Calmette, professeur à la Facu Médecine de l'Universite, dir de l'Institut Pasteur de Lille |
| 39 | *Psychologie appliquée.* | | E Toulouse, directeur de Labora à l'Ecole des Hautes-Etudes, m en chef de l'asile de Villejuif |
| 40 | *Sociologie appliquée* | | Th Ruyssen, professeur à la Faculte Lettres de l'Universite de Bord |

M Albert Maire, bibliothécaire à la Sorbonne, est charge de l'*Index* de l'Encyclopédie scientifique

2361

DIJON — DARANTIERE